ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 65

11

НОЯБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), И. Д. Романов, Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), I. D. Romanov, T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. Я. Комм* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 8.08.80. Подписано к печати 22.10.80. М-21013. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 10.5+4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = =15.40 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.32. Тираж 2555. Тип. зак. 1686.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград. В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.9 : 581.526.533

В. Д. Александрова

ЗНАЧЕНИЕ РАБОТ Б. Н. ГОРОДКОВА ДЛЯ РАЗВИТИЯ ТУНДРОВЕДЕНИЯ

V. D. ALEKSANDROVA. IMPORTANCE OF THE B. N. GORODKOV'S INVESTIGATIONS FOR DEVELOPMENT OF TUNDROLOGY AS A BRANCH OF GEOBOTANY

Тундроведение зародилось в России (потому-то зарубежные исследователи широко и уже привычно употребляют русский термин «тундра»). Одной из причин, почему тундроведение создавалось как русская наука, явилось то, что русские исследователи издавна могли пользоваться оленьим транспортом, которого не было в американской Арктике: в Евразии олень был приручен в глубокой древности, но оленеводство не перекочевало через Берингов пролив и осталось неизвестным аборигенам Нового Света. Это различие между Старым и Новым Светом создало огромные преимущества для раннего развития тундроведения именно в России. С помощью оленьего транспорта русские исследователи проникали далеко на север тундровой зоны. А. Шренк, пользуясь оленьим транспортом, еще в 30-х годах XIX в. обследовал флору и растительность Большеземельской тундры; А. Ф. Миддендорф в 1841 г. (а позднее А. И. Толмачев в 1928 г.) на оленях успешно добирались до Таймырского озера и работали там; Б. М. Житков в 1908 г. проехал на оленях весь Ямал до самой северной его оконечности; большие пространства тундровых районов были испещрены маршрутами геоботаников (на оленях), когда шла инвентаризация оленьих пастбищ в 20-х и 30-х гг. Преимущественно оленьим транспортом пользовался и Б. Н. Городков. Таких возможностей не было в американском секторе Арктики. Лишь в последние 35 лет развитие авиации и механических средств наземного передвижения уравняли транспортные возможности советских и зарубежных исследователей. Правда, нельзя не упомянуть о больших достижениях в изучении еще в прошлом веке горных тундр Скандинавии и растительности ряда районов Гренландии скандинавскими учеными, среди которых особенно выдающиеся заслуги принадлежали Е. Вармингу. Однако горный рельеф и специфическое разнообразие растительности, связанное с наличием резких локальных климатических контрастов в Гренландии, препятствовали развитию представлений о зональной тундровой растительности, в то время как в СССР благоприятным условием для такого представления послужило наличие огромных равнин на европейском и сибирском Севере. Это явилось одной из причин, почему именно СССР стал родиной тундроведения как особой отрасли геоботаники, и в формировании тундроведения важную роль сыграли труды Б. Н. Городкова.

Б. Н. Городков был на поколение старше той молодежи, которая в 20-е и 30-е годы влилась в ряды исследователей тундры и к которой принадлежали В. Б. Сочава, Ф. В. Самбук, А. А. Корчагин, В. Н. Андреев и др. Родился Б. Н. 2 февраля 1890 г. в Тобольске в семье учителя. Как у всех одаренных натуралистов, его призвание проявилось очень

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1980 г.

рано: еще будучи ребенком он собирал коллекции растений и насекомых. Однако по окончании гимназии Б. Н. решил стать химиком, и именно по этой специальности он окончил в 1914 г. университет, защитив дипломную работу на тему «Применение ксантогенового метода для изучения некоторых третичных спиртов». Затем с 1915 по 1917 г. он работал на кафедре органической химии. Но каждый летний сезон, начиная с 1910 г., он совершал поездки в разные районы Западной Сибири и Северного Урала с целью исследования флоры и растительности. Первые опубликованные работы («Очерк растительности низовьев р. Конды», «Список растений, собранных на реке Конде» и «Река Конда») вышли в свет в 1912 г., когда он был еще студентом-химиком. Начав с районов лесной зоны, Б. Н. в 1915 г. попадает на Северный Урал, а затем в низовья Оби, и с тех пор изучение тундр становится главной задачей его жизни. В 1918 г. он окончательно порывает с органической химией и поступает на работу в качестве ассистента на кафедру систематики растений Томского университета. К этому времени Б. Н. уже опубликовал много статей ботанико-географического содержания, а также по флористике и систематике растений (о систематике европейско-азиатских представителей рода *Sagittaria*, и др.). В 1916 г. вышла в свет его знаменитая работа «Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области». В этой очень содержательной и оригинальной работе Б. Н., которому тогда было 26 лет, провел разделение Западно-Сибирской низменности на зоны и подзоны; главным критерием служила растительность плакорных местоположений на незаболоченных мелкоземистых грунтах. Им были установлены также зональные особенности болотных формаций, растительности речных долин, разного рода вторичных фитоценозов (луговых, пастбищных и пр.). Для характеристики подзон Б. Н. привлек климатические данные, а также особенности почв. Эта работа Б. Н. сыграла большую направляющую роль при дальнейшем ботанико-географическом изучении сибирских территорий. Например, В. Л. Комаров («Краткий очерк растительности Сибири», 1922 г.) продолжил за Енисей границы подзон Б. Н. Городкова при разделении тайги Восточной Сибири. И сейчас этот труд Б. Н. представляет интерес. Помимо всего прочего, значительную ценность имеет очень подробное, тщательно составленное изложение на 16 страницах ранней истории исследования растительности этого региона начиная с работы Словцова «Историческое обозрение Сибири», первое издание которой вышло в свет в 1838 г.; из нее Б. Н. приводит, например, следующую цитату, где сформулирована одна из ранних попыток районирования этой территории: местное кочевое население, как выражается Словцов, «пресмыкалось от Урала до Енисея по трем продольным плоскостям, одна из которых тундро-промерзлая, другая лесисто-болотная, а третья хлебородная» (с. 3). Читатель найдет здесь также ссылки на работы Шмидта, Соммье, Маркграфа, Скалозубова, Ревердатто и мн. др.

Завоевав высокий авторитет как геоботаник, флорист и знаток Крайнего Севера, Б. Н. в дальнейшем выступает как организатор и руководитель многих экспедиций: в 1923—1924 гг. — Комплексной экспедиции АН СССР на север Западно-Сибирской низменности в районы рек Агана и Пура, в 1924—1926 гг. — на Полярный Урал, в 1927—1928 гг. — в Гыданскую тундру, в 1929 г. — на Мурманское побережье, в 1931 г. — в бассейн Печоры, в 1932 г. — в бассейн Пенжины, в 1934 г. — на Чукотку, в 1935 г. — в низовья Лены. Он был первым геоботаником, посетившим в 1938 г. о. Врангеля и собравшим материал о его флоре и растительности, в 1946 г. он совершает экспедицию на западное побережье Таймыра и на о. Диксон, в 1947 г. (тогда Б. Н. было уже около 60 лет) — на о. Котельный вместе со своим аспирантом Е. С. Короткевичем, в 1948 г. — на ряд островов Северного Ледовитого океана, в 1949 г. — в район Воркуты. Надо добавить, что, кроме этих обширных и плодотворных исследований Севера, Б. Н. совершал экспедиционные поездки в другие районы СССР: Кавказ, Заволжье, Алтай, Памир, Южный Урал и др. Материалы,

полученные во время этих экспедиций, использовались им для широких ботанико-географических сопоставлений.

С 1920 г. Б. Н. начал работать в Ленинграде в Ботаническом музее АН СССР в качестве младшего ботаника и затем, после реорганизации музея, — в Ботаническом институте АН СССР с 1931 г. по день смерти сначала старшим ботаником, затем заведующим Сектором растительности тундр и старшим научным сотрудником. По совместительству он выполнял обязанности профессора Ленинградского государственного университета и Ленинградского государственного педагогического института им. Герцена. Кроме того, также по совместительству он работал в Институте оленеводства: в 1932 г. в качестве заведующего Сектором геоботаники, а с 1933 по 1934 г. — в качестве консультанта. В эти годы Б. Н. вместе с В. Б. Сочавой руководил широко развернутой ими работой по изучению растительного покрова тундровых территорий в связи с нуждами оленеводства и задачами землеустройства северных окраин. В этих исследованиях приняли участие, кроме самого Б. Н. и В. Б. Сочавы, также Ф. В. Самбук, В. Н. Андреев, А. А. Дедов, А. А. Корчагин, А. И. Зубков, К. Н. Игошина, И. Д. Богдановская-Гиэнеф, Л. Н. Тюлина, а также А. С. Салазкин, Е. Ф. Флоровская, М. Н. Аврамчик, А. Н. Виноградова, В. И. Душечкин, В. Д. Александрова и др. В результате под редакцией В. Б. Сочавы и Б. Н. Городкова была опубликована серия очерков растительности различных регионов тундровой зоны от Мурманского побережья и островов Колгуева и Новой Земли на западе до Чукотки и Анадырско-Пенжинского края на востоке. Перу Б. Н. принадлежал целый ряд интересных и оригинальных работ, которые ежегодно выходили в свет и были посвящены описанию растительности исследованных им районов Крайнего Севера, а также разработке теоретических вопросов тундроведения. Так, в 20-х и первой половине 30-х гг. им были опубликованы статьи «Полярный Урал в верхнем течении рек Соби и Войкара», «Крупнобугристые торфяники и их географическое распространение», «Безлесье тундры», «Полярный Урал в верховьях рек Войкара, Сыни и Ляпина», «Тундра и альпийский пояс гор», «Почвы Гыданской тундры», «Естественные пастбищные угодья тундровой зоны ДВК», «Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края», «Материалы для познания горных тундр Полярного Урала» и другие работы.

В 1935 г. Б. Н., использовав весь уже накопившийся к тому времени в работах многих исследователей материал и свой огромный личный опыт, опубликовал книгу «Растительность тундровой зоны СССР». Этот выдающийся труд хорошо известен всем исследователям Крайнего Севера. В нем Б. Н. поднимает все кардинальные проблемы тундроведения. Особенно важно было бы то, что он подверг анализу проблему тундрового типа растительности и сформулировал следующее утверждение: «тундры суть зональный тип растительности, нигде на равнинах кроме тундровой зоны не встречающийся» (с. 48). При этом он категорически предостерегал от смешения тундр с другими типами растительности, в частности с болотами. Как он выразился, «отождествление тундр с болотами особенно вредно» (с. 52). В определении тундрового типа растительности он присоединился к формулировкам, данным В. Б. Сочавой (1931) в его известной статье «Некоторые понятия и термины тундроведения» и А. А. Корчагиным (1933) в работе «Об основных понятиях тундроведения» (в этой своей статье А. А. Корчагин особенно предостерегал, так же как и Б. Н. Городков и В. Б. Сочава, от смешения тундр с болотами). На с. 52 своей книги Б. Н. ссылается на следующее определение тундрового типа растительности, сформулированного В. Б. Сочавой (1931, с. 127): «тундра есть тип растительности — растительное сообщество в широком смысле этого слова, характеризующееся следующими признаками: исконным безлесьем, преобладанием арктоальпийских растений, . . . особым типом почвообразования, для которого характерно . . . отсутствие полной минерализации остатков в силу низкой температуры воздуха и почвы, а также значительное развитие процессов оглеения и некоторыми другими призна-

ками». В этом определении важно указание, что неполная минерализация растительных остатков в тундрах связана с низкими температурами, в то время как в болотах ведущим фактором является избыточное увлажнение. Уточняя этот вопрос, Б. Н. подчеркивает, что «представление о торфянистости тундр обычно сильно преувеличено» и что гумификация растительных остатков в тундровых сообществах «там, где этому не препятствует поверхностная заболоченность, протекает, по-видимому, приблизительно пропорционально нарастанию растительности» (с. 52), поэтому торфяной горизонт в тундрах не образуется; можно лишь в данном случае говорить о торфянисто-гумусовом горизонте.

Утверждение о существовании особого тундрового типа растительности было чрезвычайно важно, так как это явилось главным критерием, позволяющим определить тундровые территории как особый регион ранга геоботанической зоны. Б. Н. в своей монографии не только подтвердил реальность и большое значение представления о «тундровом типе растительности» как зональном типе тундровой зоны, но и обсудил его происхождение как деривата позднетретичных формаций в результате их обеднения вследствие прогрессирующего позднеплиоценового похолодания. Кроме того, Б. Н. провел классификацию тундровых сообществ, выделив в пределах тундрового типа 5 формаций. При этом он употребил понятие «формация» как единицу широкого объема в духе постановления Брюссельского международного ботанического конгресса (1910). Как известно, Брюссельский конгресс принял следующее определение формации: «Растительная формация. . . слагается из ассоциаций, которые различны по своему флористическому составу, но сходны условиями местообитания и составляющими их жизненными формами» (Flahault, Schröter, 1910. Rapport sur la nomenclature phytogéographique. Actes 3me Intern. bot. congr. Bruxelles, 1910, I, p. 24); такой объем формации и употребляется в настоящее время геоботаниками за рубежом. Б. Н. выделил следующие формации в тундровом типе растительности: лишайниковые, моховые, полигональные и кочкарные тундры. Заметим, что он не выделил в виде особой формации кустарниковые тундры, а включил их под названием «кустарниково-моховые тундры» в формацию моховых тундр. Это важно учитывать для понимания, что такое моховые тундры в смысле Городкова. Кустарниково-моховые тундры были им охарактеризованы так: для наиболее южных членов формации моховых тундр в Европе и на Западно-Сибирской низменности «характерен густой кустарник из *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* и некоторых ив» (с. 54). Севернее моховые тундры «зарастают низким кустарником из *Betula nana* и некоторых ив» (с. 56), а в еще более северной подзоне распространены, как пишет Городков, «моховые тундры с очень приземистыми распластанными кустами *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. glauca*, *S. pulchra*. . .» (с. 58). В подзоне арктических тундр, как указывал Городков, из кустарников остаются лишь некоторые виды низкорослых ив. Главным отличием подзоны арктических тундр Б. Н. считал полное отсутствие кустарниковых ассоциаций.

Кроме тундрового типа растительности, Б. Н. выделял в Арктике еще 10 типов растительности. Это — тундровые кустарники, которые он считал (как впоследствии В. Н. Андреев и другие авторы) особым типом растительности, отличая его от кустарниково-моховых тундр; затем — болотный тип растительности, гидрофитный, тундрово-луговой, галофитно-луговой, мезофитный поемно-лугово-кустарниковый, субальпийский кустарниковый, и наконец, — растительность каменистых россыпей и растительность снегов. Кроме того, он включил в свой перечень и лесной тип растительности, представленный в Арктике в двух подзонах лесотундры, которые Б. Н. относил к тундровой зоне. Для характеристики типов растительности Б. Н. привлек и филоценогенетический критерий. В таблице «Схема классификации естественной растительности Арктики», приведенной на с. 122—123 его книги, в первой графе указан «исходный третичный тип растительности», во второй — «современный тип растительности Арктики», в третьей — перечисляются формации, выделенные в каждом

из современных типов. Этой схемой Б. Н. положил начало позднее подробно разработанной им филоценогенетической классификации растительности Арктики, которая была им опубликована в журнале «Советская ботаника» за 1946 г. в статье «Опыт классификации растительности Арктики».

Исключительно большое значение имело приведенное в книге «Растительность тундровой зоны СССР» районирование растительности, впервые выполненное Б. Н. для всей советской Арктики. Б. Н. разделил советскую Арктику на 2 зоны: тундровую и снеговую. В их пределах были выделены подзоны: 5 подзон в тундровой зоне (в том числе 2 лесотундровые подзоны — северная и южная) и 2 подзоны в снеговой зоне: арктических пустынь и пустынно-ледниковая. И, что очень важно, было выделено также впервые для советской Арктики 12 провинций, границы между которыми рассекали все подзоны в меридиональном направлении. Каждой из подзон и провинций была дана характеристика, правда, очень краткая.

Этот труд Б. Н. получил широкое признание и лег в основу изображения арктических территорий на мелкомасштабных картах растительности СССР (1 : 5 000 000, 1 : 4 000 000 и др.).

Эта книга, в которой обсуждаются также причины безлесья тундр, жизненные формы растений тундровой зоны и ряд других важных проблем тундроведения, составила, по выражению Л. С. Берга, «эпоху в изучении тундр», а Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава в статье «Значение работ Б. Н. Городкова в изучении растительного покрова нашей страны» (Сов. бот., 1946, 3) отметили, что «по существу говоря, о тундроведении, как о разделе геоботаники, параллельном луговедению или лесоведению, стало возможным говорить лишь после опубликования этой работы Б. Н. Городкова» (с. 215).

В 1938 г. Б. Н. опубликовал материал, содержащийся в этой книге в другом изложении, в 1-м томе сборника «Растительность СССР». После выхода в свет этих монографий Б. Н. продолжал из года в год публиковать работы, как содержащие геоботанические характеристики отдельных районов, так и поднимающие общие теоретические проблемы тундроведения.

Отметим, что Б. Н. развивал тундроведение в тесной связи с изучением условий среды, он сам осуществлял и пропагандировал проведение комплексных исследований. Как в своих полевых изысканиях, так и в опубликованных работах, Б. Н. всегда рассматривал растительный покров как элемент ландшафта. Ему принадлежат оригинальные работы, посвященные изучению почв в то время, когда тундровое почвоведение фактически еще не было развито. Особенно надо указать на его известную монографию «Почвы Гыданской тундры». Большое место отведено в трудах Б. Н. также изучению вечной мерзлоты и мелких форм рельефа в тундре, их генезиса и их взаимосвязей с растительностью.

Надо также подчеркнуть, что все работы по исследованию растительности Крайнего Севера велись Б. Н. на исключительно высоком флористическом уровне. Он сам был прекрасным флористом и систематиком. Гербарии, собранные им во время экспедиций, отличались исключительной полнотой. Он автор вновь описанных видов (например, *Carex soczavaeana* Gorodk.). Ему принадлежит ряд оригинальных работ по систематике отдельных групп высших растений. Так, он автор исследований: «К систематике европейско-азиатских представителей рода *Sagittaria*», «К систематике *Carex juncella* Th. Fries», «Систематическое положение секции *Ursinae* Kük. рода *Carex*» и др. Его перу принадлежит «Обзор русских осок». Свои геоботанические очерки он часто сопровождал публикацией конспектов флоры, примером может служить одна из последних его работ: «Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг)». Публиковал он и специально флористические материалы, например: «Список растений, собранных на р. Салыме в 1911 г. » (часть работы «Поездка в Салымский край») и др. Б. Н. был также и бриологом. В 1917 г.

он опубликовал статью «Список мхов, собранных Б. Н. Городковым в бассейне р. Сосьвы Березовского уезда Тобольской губернии», в 1932 г. — «Лиственные мхи (*Bryinae*) восточного склона Полярного Урала». Хорошо известно, что в конспектах флоры, сопровождавших опубликованные им работы, представляющие собой геоботанические очерки, сообщались списки не только цветковых растений, но и большинства групп споровых растений. Все эти тщательные флористические и систематические изыскания Б. Н. были направлены к определенной цели: наиболее полно выявить флористический состав исследуемых им растительных сообществ. Ведь только так могут полноценно изучаться растительные сообщества, какую бы цель мы при этом ни преследовали.

Роль Б. Н. в развитии тундроведения выразилась также в его изысканиях, касающихся проблемы возникновения тундрового типа растительности как проблемы палеогеоботанической. Сюда относятся его работы «Четвертичное прошлое растительности Арктической Берингии», «Приледниковые ландшафты плейстоцена на севере Азии», «Степные реликты в Арктике», «Есть ли родство между растительностью степей и тундр» и другие и, конечно, разработанный им на фитоценогенетической основе «Опыт классификации растительности Арктики» (некоторые из высказанных им взглядов впоследствие не подтвердились, но их обсуждение способствовало продвижению исследований по рассматриваемым проблемам).

Динамический подход к изучению тундровой растительности выразился также в том глубоком внимании, которое уделял Б. Н. современным процессам динамики растительного покрова в тундре. Он стремился всегда выявлять природные и антропогенные сукцессии и придавал большое значение изучению сообществ «климатического климакса» или, как он называл, «климакса зоны».

Чрезвычайно характерно также то, что при изучении тундровой растительности Б. Н. уделял большое внимание вопросам практики. Еще в 1926 г. он говорил о необходимости изучения оленьих пастбищ на севере Урала и Западной Сибири и сообщил о них ряд сведений. Позднее, работая в Институте оленеводства, он много занимался вопросами инвентаризации пастбищных угодий, классификации и бонитировки оленьих пастбищ, прироста лишайников и другими практическими задачами. Он опубликовал целый ряд работ, посвященных практическому использованию тундровой растительности, это — статьи «Об основаниях и методах хозяйственной классификации и бонитировки оленьих пастбищ», «Геоботаника и авиация на Севере», и др., а во 2-м сборнике «Советского оленеводства» — работу «Естественные пастбищные угодья тундровой зоны ДВК» (1933).

Б. Н. оставил нам в своих работах неоценимое наследство: всегда, во всех своих публикациях он сообщал исключительно точные сведения об изучавшихся им растительных сообществах. В тех случаях, когда ему удавалось посвятить в период полевых исследований достаточное время для производства полных геоботанических описаний, он добивался точной обработки всех систематических групп компонентов сообществ и публиковал полные списки видов для каждого из описаний, включающие цветковые и споровые растения. При этом очень важно, что он обязательно давал для каждого из описаний сжатую, но существенную информацию об условиях местоположения и местообитания: высота над уровнем моря, положение в рельефе, характер грунта и почвы, условия увлажнения, место в экологическом ряду и другие данные. Поэтому любой геоботаник может пользоваться опубликованными Б. Н. данными для любых целей. Даже, в тех случаях, когда Б. Н. вынужден был в силу обстоятельств ограничиться сбором лишь рекогносцировочных данных, он всегда приводил в опубликованных им очерках исключительно точные сведения. В некоторых случаях до сих пор такие статьи Б. Н., содержащие лишь краткие, но прекрасно изложенные, точные сведения, остаются основным источником надежной информации о растительном покрове некоторых районов, например Гыданского п-ова, бассейна Пенжины и т. д.

Б. Н. способствовал развитию всех важнейших проблем тундроведения, и хотя дальнейшие исследования не подтвердили ряда высказанных им предположений (в вопросах о существовании перигляциальных степей, о физиологической сухости как причине безлесья тундр, об объеме понятия «арктическая пустыня», о генезисе пятнистых тундр, о происхождении байджарахов и т. д.), в настоящее время, изучая причины безлесья тундры, историю возникновения тундр как особого типа растительности, работая над усовершенствованием классификации растительности тундровой зоны, ее районирования, разрабатывая проблемы рационального использования растительного покрова тундр для нужд народного хозяйства, мы продолжаем дело, начатое в свое время Б. Н. Городковым.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Б. Н. ГОРОДКОВА[1]

1912. Очерк растительности низовьев р. Конды. Ежег. Тобол. губ. муз., 20 : 1—62.

Река Конда. Землеведение, 19, 3—4 : 172—211.

Список растений, собранных на реке Конде. Ежег. Тобол. губ. муз., 20 : 35—62.

1913. К систематике европейско-азиатских представителей рода *Sagittaria*. Изв. АН, сер. 6, 2 : 74.

К систематике европейско-азиатских представителей рода *Sagittaria*. Тр. Бот. муз. АН, 10 : 128—167.

Очерк растительности бассейна р. Носки (Тобольской губернии и уезда). Мат. к иссл. колониз. р-ов Азиат. России, 4 : 1—23.

Поездка в Салымский край. Ежег. Тобол. губ. муз., 21 : 1—100.

Растительность Ишимского уезда. В кн.: Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и в Туркестане в 1912 г. СПб.: 17—21.

1915. Подзона лиственных лесов в пределах Ишимского уезда Тобольской губернии. Тр. Почв.-бот. экспед. Переселенч. управления по иссл. колониз. р-ов Азиат. России в 1912 г., ч. 2, 3 : 1—172.

Список растений, собранных в Ишимском уезде в 1912 г. Тр. Почв.-бот. экспед. Переселенч. управления по иссл. колониз. р-ов Азиат. России в 1912 г., ч. 2, 3 : 173—198.

1916. Краткий отчет о совершенной в 1915 г. поездке в Ляпинский край Тобольской губернии. Изв. АН, сер. 6, 2 : 91—94.

Наблюдения над жизнью кедра (*Pinus sibirica* Мауг) в Западной Сибири. Изв. АН, 11 : 881.

Наблюдения над жизнью кедра (*Pinus sibirica* Мауг) в Западной Сибири. Тр. Бот. муз. АН, 16 : 153—172.

Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области. Ежег. Тобол. губ. муз., 27 : 1—56.

Поездка на южную границу хвойных лесов в Тобольской губ. Изв. АН, 10 : 1667—1674.

1917. Список мхов, собранных Б. Н. Городковым в бассейне р. Сосьвы Березовского уезда Тобольской губернии Ежег. Тобол. губ. муз., 28 : 1—12.

1919. Очередные задачи изучения Западно-Сибирской низменности в ботанико-географическом отношении. Тр. съезда по организации Инст. исследования Сибири, 3, Томск : 7—8.

1921. Ботанико-географические наблюдения в лесотундре Западной Сибири. Дневн. I съезда русск. бот., 5 : 51.

О принципах разделения Западно-Сибирской низменности на фитосоциологические области. Журн. Русск. бот. общ., 6 : 161—162.

1922. К систематике *Carex juncella* Th. Fries. Журн. Русск. бот. общ., 7 : 299—300.

Об основаниях ботанико-географического районирования России. Журн. Русск. бот. общ., 7 : 308—309 (резюме доклада).

Систематическое положение секции *Ursinae* Kük. рода *Carex*. Журн. Русск. бот. общ., 7 : 310—312.

1923. Записка начальника Западносибирской экспедиции Российской АН Б. Н. Городкова об организации этой экспедиции. Изв. Рос. АН, сер. 6, 17 : 391—393.

Почвенные районы Уральской обл. Сб. Урал, 5 : 1—89. (Совместно с С. С. Неуструевым).

1924. Геоботаническое совещание. Журн. Русск. бот. общ., 9 : 269.

Западносибирская экспедиция Российской Академии наук и Русского географического общества. Природа, 7—12 : 3—32.

К использованию северного морского пути. Хоз-во Урала, 2 : 128—133.

1925. Краткий естественно-исторический очерк Уральской обл. Уральский статистич. ежег. Тр. Урал. обл. стат. бюро, сер. 1, 2 : 1—8.

Обская область. Химико-технический справочник, 1, 2 : 253—259.

[1] Список составил В. В. Козин.

1926. Ботанико-географические наблюдения на северном пределе лесов в Западной Сибири и на Урале. Дневн. Моск. съезда бот. : 71.

К вопросу о номенклатуре и классификации растительных сообществ. Дневн. Моск. съезда бот. : 72—73.

Краткий очерк населения крайнего северо-востока Западной Сибири. Изв. Рос. русск. геогр. общ., 53, 2 : 50—78.

Оленьи пастбища на севере Уральской обл. Сб. Урал, 8 : 1—12.

Полярный Урал в верхнем течении рек Соби и Войкара. Изв. АН СССР, 9 : 747—766.

Полярный Урал в верхнем течении рек Соби и Войкара. Тр. Бот. муз. АН СССР, 19 : 1—74.

Sur la nomenclature des associations végétales. Изв. АН СССР, сер. 6, 13—14 : 1221—1228.

1927. Гыданская экспедиция (1927). Осведомит. бюл. Комис. экспед. иссл. АН СССР, 22 (35) : 9—10.

Обзор русских осок. 1. Тр. Бот. муз. АН СССР, 20 : 198—219.

1928. Гыданская экспедиция АН СССР (1927—1928). Уральск. краевед, 2 : 129—135.

Замор в водоемах Западно-Сибирской равнины. Изв. Гос. инст. опытн. агроном., 6 : 160—161.

Замор рыбы. Природа, 6 : 608—609.

Крупнобугристые торфяники и их географическое распространение. Природа, 6 : 599—601.

Работы Гыданской экспедиции АН по пути к истокам р. Гыды. ДАН СССР, сер. А, 7 : 113—117.

1929. Безлесье тундры. Природа, 3 : 219—240.

Ботанические исследования Гыданской экспедиции. Осведомит. бюл. Комис. экспед. иссл. АН СССР, 11 (72) : 84—87.

Гыданская экспедиция АН СССР (1927—1928). Научное слово, 3 : 94—99.

Наблюдения Гыданской экспедиции над вечной мерзлотой и некоторыми поверхностными образованиями тундры. Осведомит. бюл. Комис. экспед. иссл. АН СССР, 12 (73) : 93—95.

Полярный Урал в верховьях рек Войкара, Сыни и Ляпина. Мат. Комис. экспед. иссл. АН СССР, Уральск. сер., 7 : 1—31.

Почвенные исследования Гыданской экспедиции. Осведомит. бюл. Комис. экспед. иссл. АН СССР, 10 (71) : 80—82.

Почвы тундры. Природа, 7—8 : 704—707.

Тундра и альпийский пояс гор. Природа, 11 : 993—994.

Д. И. Литвинов. Природа, 11 : 919—926 (некролог).

1930. Вечная мерзлота и растительность. Мат. Комис. по изуч. естеств. производ. сил при АН СССР, 80 : 135—156.

Заметки об осоках Союза ССР. 1. Журн. Русск. бот. общ., 15, 1—2 : 179—186.

Первые сведения о мамонте. Природа, 2 : 221—223.

Растительность Арктики и среда. Природа, 2 : 215—219.

Растительность и почвы Якутии. Природа, 4 : 446—449.

Экспедиционное обследование Сибирского Севера. Сов. Север, 3 : 119—128.

Soils of the tundra plain of the USSR. Почвоведение, 4 : 87—104.

1932. Вечная мерзлота в Северном крае. Тр. Совета по изуч. производ. сил, сер. сев., 1 : 5—109.

Геоботаническое картирование. В кн.: Программы для геоботанических исследований. Л. : 186—197. (Совместно с Н. И. Кузнецовым, Р. А. Еленевским, Е. В. Шифферс, Ф. В. Самбуком, Ю. Д. Цинзерлингом, А. П. Ильинским, А. П. Шенниковым, Р. И. Аболиным).

Инвентаризация оленьих пастбищ. Сов. оленеводство, 3 : 6—7.

Лиственные мхи (*Bryinae*) восточного склона Полярного Урала. Тр. Бот. муз. АН СССР, 24 : 43—62.

Общая методика геоботанических исследований. В кн.: Программы для геоботанических исследований. Л. : 15—25. (Совместно с В. В. Алехиным, В. Н. Андреевым, Г. И. Дохман, Б. А. Келлером, Ю. Д. Клеоповым, Е. М. Лавренко, Е. П. Матвеевой, А. С. Порецким, В. Н. Сукачевым, С. Я. Соколовым, Ю. Д. Цинзерлингом, А. П. Шенниковым, Е. В. Шифферс, Р. А. Еленевским).

Почвы Гыданской тундры. Тр. Полярн. Комис. АН СССР, 7 : 1—78.

Carex alticola Poplawska. *C. appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kükenthal. *C. aquatilis* Wahlb. *C. argunensis* Turcz. *C. caespitosa* L. *C. capitata* L. *C. dioica* L. *C. pauciflora* Lightfoot. *C. schmidtii* Meinsh. Список растений Гербария флоры СССР, 9 : 58—63.

1933. Ботанические исследования. Урал. сов. энцикл., 1. Свердловск; М. : 432—437.

Высокогорная растительность. Урал. сов. энцикл., 1. Свердловск; М. : 831—833.

Естественные пасбищные угодья тундровой зоны ДВК. Сов. оленеводство, 2 : 119—164.

Некоторые вопросы тепловой мелиорации почвы на Крайнем Севере. Тр. Сов. секции Междунар. ассоц. почвовед., 2 : 119—164.

О необходимости изучения вечной мерзлоты в Северном крае. Мат. II конф. по изуч. производ. сил Сев. края, 1 : 84—94.

1934. Геоботанические исследования Института оленеводства ВАСХНИЛ. Тр. I Всес. геогр. съезда, 3 : 308—309.

Об основаниях и методах хозяйственной классификации и бонитировки оленьих пастбищ. Сов. бот., 1 : 54—66.

Проблема изучения вечной мерзлоты в связи с задачами освоения Севера. Тр. УФ АН СССР, 2 : 81—83.

1935. Геоботаника и авиация на Севере. Сов. бот., 2 : 3—7.

Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. Тр. ДФ АН СССР, сер. бот., 1 : 7—84.

Материалы для познания горных тундр Полярного Урала. Тр. ледниковых экспед., 4 : 177—244.

Растительность тундровой зоны СССР. М; Л. Изд. АН СССР, 142 с.

1936. Геоботанические и почвенные исследования на Чукотском полуострове. Вестн. ДФ АН СССР, 19 : 173—178.

Итоги изучения прироста лишайников. Сов. оленеводство, 8 : 87—115.

Основные черты развития микрорельефа на Крайнем Севере и его взаимосвязи с почвами и растительностью. Физика почв в СССР. Тр. Сов. секции Междунар. ассоц. почвовед., 5 : 521—525.

Растительность Полярного и Северного Урала. В кн.: Природа Урала. Свердловск: 101—118.

Eriophorum gracile Koch. *E. russeolum* Fries. *E. vaginatum* L. *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. *Carex obtusata* Lilieblad. *C. rigida* Good. subsp. *inferalpina* (Laest.) Gorodk. Список растений Гербария флоры СССР, 10 : 12—14.

1937. Лес на полярном пределе. Изв. Гос. геогр. общ., 69 : 175—177.

На севере Якутии. Экспедиции АН СССР за 1935 г. М.; Л. : 182—189. (Совместно с Б. А. Тихомировым).

1938. Изучение растительности Советской Арктики за последние 20 лет. Сов. бот., 1 : 143—159.

Методика исследования растительности Арктики и Крайнего Севера. В кн.: Методика полевых геоботанических исследований. М.; Л. : 163—182.

Растительность Арктики и горных тундр СССР. В кн.: Растительность СССР, 1. М.; Л. : 297—354.

Степные реликты в Арктике. В кн.: Проблема реликтов во флоре СССР (тезисы совещания), 1. М.; Л. : 62—63.

1939. Ботанико-географический очерк Чукотского побережья. Учен. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 21 : 99—173.

Есть ли родство между растительностью степей и тундр? Сов. бот., 6—7 : 41—66.

Карта растительности СССР масштаба 1 : 5 000 000. Л. (Совместно с Я. Я. Васильевым, А. П. Ильинским, Е. М. Лавренко, А. В. Прозоровским, Е. В. Шифферс [и др.]).

О возможности оленеводства на острове Врангеля. Проблемы Арктики, 2 : 81—85.

Об особенностях почвенного покрова Арктики. Изв. Гос. геогр. общ., 61, 10 : 1516—1532.

1940. [Доклад Б. Н. Городкова (Принципы геоботанического районирования)]. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 4 : 18—23.

О новой «Карте растительности СССР» в масштабе 1 : 5 000 000. Сов. бот., 3 : 49—58. (Совместно с Я. Я. Васильевым, А. П. Ильинским, Е. М. Лавренко, А. В. Прозоровским, Е. В. Шифферс).

1941. Основные теоретические положения для обоснования типологии растительности Арктики. В кн.: Реф. работ учр. Отд. биол. наук АН СССР. М. : 32—33.

Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000. М.; Л. Изд. АН СССР, 131 с. (Совместно с Я. Я. Васильевым, А. П. Ильинским, Е. М. Лавренко, А. И. Лесковым, В. П. Малеевым, А. В. Прозоровским, Е. В. Шифферс).

1943. Полярные пустыни о. Врангеля. Бот. журн. СССР, 23, 4 : 127—143.

1944. Тундры Обь-Енисейского водораздела. Сов. бот., 3 : 3—20 и 4—5 : 20—31.

Учение о сукцессии и климаксе в геоботанике. Природа, 3 : 36—44.

1946. Ботанико-географический очерк Крайнего Севера и Арктики СССР. Учен. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 49 : 73—125.

[Выступление в прениях по докладу В. И. Громовой «Что может дать изучение остатков лошадей для суждения о физико-географических условиях прошлого»]. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37 : 367.

[Выступление в прениях по докладу К. И. Солоневича «К вопросу о существовании позднеледниковых лесов в Восточной Прибалтике»]. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37 : 305.

[Выступление в прениях по докладу Н. Я. Кац и С. В. Кац «История растительности болот севера Сибири как показатель изменений послеледникового ландшафта»]. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37 : 348—349.

Движение растительности на севере лесной зоны Западно-Сибирской низменности. Пробл. физ. геогр., 12 : 81—105.

Опыт классификации растительности Арктики. Сов. бот., 1 : 5—18 и 2 : 79—84.

Основные положения физической географии и ее преподавание. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 49 : 5—13.

Четвертичное прошлое растительности Арктической Берингии. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37 : 328—330.

1947. Карта геоботанического районирования СССР в масштабе 1 : 10 000 000 под ред. Е. М. Лавренко. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М; Л. Изд. АН СССР. (Совместно с Я. Я. Васильевым, Е. М. Лавренко, А. И. Лесковым, А. В. Прозоровским, А. П. Шенниковым, Е. П. Матвеевой, Л. Е. Родиным, Л. А. Соколовой, К. И. Солоневичем, Е. В. Шифферс, Ю. П. Юдиным).

Основные черты почвенно-растительного комплекса тундровых и полярно-пустынных ландшафтов. II Всес. геогр. съезд. Тез. докл. по секции биогеогр. : 17—20.

Полярные пустыни и арктические тундры (сравнительное почвенно-ботаническое исследование). Бот. журн. СССР, 32, 1 : 42—43.

1948. Приледниковые ландшафты плейстоцена на севере Азии. ДАН СССР, нов. сер., 61, 3 : 513—516.

1949. О почвенно-растительных комплексах тундровых и полярно-пустынных ландшафтов. Тр. II Всес. геогр. съезда, 3 : 130—131.

1950. Морозная трещиноватость грунтов на Севере. Изв. Всес. геогр. общ., 82, 5 : 487—500.

1952. Опыт проверки правильности определений полыней по пыльце. Бот. журн., 37, 5 : 659—660.

Происхождение арктических пустынь и тундр. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 8 : 355—403.

1953. Флора Мурманской области, 1. М.; Л. Изд. АН СССР, 254 с. (Совместно с О. И. Кузеневой, Н. И. Орловой, А. И. Поярковой, Е. А. Селивановой-Городковой, Е. Г. Черновым, Е. В. Шляковой).

1954. Материалы для познания четвертичных ландшафтов Арктики. Бот. журн., 39, 1 : 21—27.

1955. Геоботаническая карта СССР масштаба 1 : 4 000 000. М.; Л. (Совместно с Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко, А. Н. Лукичевой, Л. Е. Родиным, Н. И. Рубцовым, А. М. Семеновой-Тян-Шанской, В. Б. Сочавой).

1956. Арктические пустыни и тундры. В кн.: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М. 1 : 4 000 000, 1. М.; Л. Изд. АН СССР : 61—138. (Совместно с В. Б. Сочавой).

Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. М.; Л. Изд. АН СССР : 7—132.

1957. Питание белой куропатки в зоне арктических пустынь. Зоол. журн., 36, 9 : 1382—1384. (Совместно с Е. С. Короткевичем).

1958. Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 3. М.; Л. Изд. АН СССР : 59—94.

Почвенно-растительный покров острова Врангеля. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 3. М.; Л. Изд. АН СССР : 5—58.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1980.

УДК 581.84 : 581.45 (985)

Е. А. Мирославов, Л. С. Буболо

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК ХЛОРЕНХИМЫ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ФЛОРЫ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

E. A. MIROSLAVOV, L. S. BUBOLO. THE ULTRASTRUCTURE OF THE CELLS OF LEAF CHLORENCHYMA IN SOME ARCTIC PLANTS

Проведено сравнительное электронномикроскопическое изучение клеток мезофилла некоторых растений, произрастающих на Крайнем Севере (*Poa pratensis*, *P. alpina*, *P. arctica*, *P. alpigena*, *Astragalus richardsonii*, *Dryas punctata*) и в Ленинградской обл. (*Poa pratensis*, *P. annua*, *Astragalus cicer*). Показано, что клетки хлоренхимы листа северных растений характеризуются рядом отличительных особенностей строения. Их хлоропласты часто имеют глубокие инвагинации или выросты. Расположение пластид более компактное. Численность митохондрий значительно выше. Эндоплазматический ретикулум развит сильнее. В клетках выявляется много липидных капель. Обсуждается адаптивное значение указанных признаков.

Изучению строения клеток хлоренхимы и листа в целом у растений Крайнего Севера посвящено немало работ (Вихирева-Василькова, 1970, 1972; Барыкина, Кудряшов, 1973; Назаров, 1977, и др.). Все они выполнены на уровне светового микроскопа. Данных о субмикроскопическом строении клеток мезофилла у северных растений в известной нам литературе нет. Вместе с тем электронная микроскопия дает гораздо более полную информацию о структуре клеток. Такая информация может быть использована и при решении проблем адаптации растений к экстремальным условиям.

Нами было проведено электронномикроскопическое изучение клеток мезофилла некоторых растений Крайнего Севера. Для сравнения взяты близкородственные виды, произрастающие в Ленинградской обл.

Материал и методика исследования

В качестве объектов исследования из растений, произрастающих на Севере, взяты *Poa pratensis* L. (п-ов Таймыр, окрестности г. Хатанга), *P. arctica* R. Br., *P. alpigena* (Blytt) Lindm., *Astragalus richardsonii* Sheldon и *Dryas punctata* Juz. (о. Врангеля, бухта Роджерса), *Poa alpina* L. (Кольский п-ов, окрестности г. Кировска); из растений Ленинградской обл. — *Poa pratensis*, *P. annua* L., *Astragalus cicer* L. Для исследования брали листья средних ярусов в период цветения растений. Фиксировали кусочки тканей, вырезанные из средней трети листовой пластинки. Фиксация проводилась глутаровым альдегидом и четырехокисью осмия по общепринятой методике. Материал заливали в аралдит. У астрагалов исследовали палисадные клетки. У мятликов брали клетки двух расположенных под верхней эпидермой слоев хлоренхимы. Фиксацию начинали около 10 ч утра.

Для определения насыщенности цитоплазмы митохондриями проводили подсчет их числа на единицу длины оболочки (10 мкм) на срезе клетки. Делали это следующим образом. Вначале с помощью курвиметра

измеряли длину оболочки на фотографии среза клетки. Затем, учтя увеличение, вычисляли реальную протяженность оболочки и подсчитывали число митохондрий на срезе. После этого определяли число митохондрий на 10 мкм длины оболочки. Измерения делали на срезах 25 клеток.

Сопоставление размеров клеток у разных видов проводили по длине оболочек срединных срезов клеток. Поскольку по электронным фотографиям без серийных срезов судить о том, что срез прошел именно через срединную часть клетки, трудно, протяженность оболочек срединных срезов клеток определяли на световом микроскопе. Для этой цели он удобнее, чем электронный, так как дает возможность видеть клетку на всю ее глубину и сфокусировать микроскоп на среднюю часть клетки.

Размеры митохондрий определяли на фотографиях путем измерения длины и ширины митохондрий, затем, учтя увеличение, вычисляли их реальные размеры. Измеряли по 100 митохондрий.

Для *Poa arctica* и *P. alpigena*, *Dryas punctata* количественной обработки материала не проводили.

Результаты исследования

Клетки мезофилла *Poa pratensis*, произрастающего в Ленинградской обл., несколько вытянуты. Их хлоропласты имеют хорошо развитую тилакоидную систему (рис. 1, *А*, *В* — см. вклейку). В матриксе обнаруживаются довольно многочисленные пластоглобулы, существенно различающиеся по размерам. Крахмальные зерна встречаются очень редко. Чаще пластиды почти вплотную примыкают друг к другу, но могут располагаться и на значительном расстоянии (рис. 1, *А*).

Митохондрии вытянутые. Их длина составляет примерно 1 мкм. Система крист развита хорошо. На 10 мкм длины оболочки приходится менее одной митохондрии (табл. 1). Чаще всего митохондрии располагаются в местах, где хлоропласты прилегают друг к другу. Микротела (пероксисомы) округлые, по своим размерам они несколько превышают митохондрии (рис. 1, *Г*). Эндоплазматический ретикулум развит слабо. На срезах выявляются лишь отдельные короткие профили гранулярного эндоплазматического ретикулума с редко расположенными рибосомами (рис. 1, *Г*). Диктиосомы встречаются крайне редко и, судя по небольшому числу находящихся около них мелких пузырьков с электроннопрозрачным содержимым, имеют низкую активность (рис. 1, *Б*). В цитоплазме изредка выявляются отдельные мелкие липидные капли (рис. 1, *Г*).

Клетки мезофилла *Poa annua* по размерам практически не отличаются от клеток мезофилла *P. pratensis*, собранного в Ленинградской обл. (табл. 2). Хлоропласты клеток *P. annua* крупнее, в их строме изредка выявляются крахмальные зерна и мелкие пластоглобулы (рис. 1, *Е*).

ТАБЛИЦА 1

Число митохондрий на срезе клетки на 10 мкм длины оболочки

Крайний Север		Ленинградская обл.	
вид	число митохондрий	вид	число митохондрий
Poa pratensis	2.47±0.12	*Poa pratensis*	0.82±0.07
Poa alpina	1.97±0.11	*Poa annua*	0.88±0.09
Astragalus richardsonii	1.86±0.23	*Astragalus cicer*	0.86±0.07

ТАБЛИЦА 2

Длина оболочки на срединном срезе клетки (в мкм)

Вид	Крайний Север	Ленинградская обл.
Poa pratensis	78±1.5	95±2.3
Poa alpina	102±2.6	—
Poa annua	—	99±2.4
Astragalus richardsonii	255±2.2	—
Astragalus cicer	—	155±1.2

Митохондрии округлые. Профили срезов крист короткие, широкие (рис. 1, *Д*). На 10 мкм длины оболочки несчитывается примерно одна митохондрия (табл. 1).

Пероксисомы встречаются редко. Матрикс пероксисом мелкозернистый. Кристаллов в нем не обнаружено (рис. 1, *Д*). Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи развиты слабо. Липидные капли мелкие, выявляются крайне редко. Вакуоль электроннопрозрачная.

Клетки мезофилла *P. pratensis*, собранного на п-ове Таймыр, мельче, чем у других видов рода *Poa* (табл. 2). Хлоропласты имеют своеобразную форму. Их продольная и поперечная оси почти равны (рис. 2, *Б*, *В* — см. вклейку). По-видимому, это обусловлено компактным расположением пластид, вследствие чего они оказываются как бы сжатыми с боков. Нередко хлоропласты имеют глубокие инвагинации (рис. 2, *Б*), в которых иногда выявляются митохондрии (рис. 2, *А*). В строме довольно часто обнаруживаются крахмальные зерна (рис. 2, *В*).

Митохондрии несколько мельче (табл. 3) . По степени развития систем крист они существенно не отличаются от митохондрий вышеописанных видов (рис. 2, *Д*, 1, *Г*), но у растений, растущих на Крайнем Севере, на 10 мкм длины оболочки митохондрий насчитывается примерно в 3 раза больше (табл. 1). Следует, однако, указать, что при пересчете на срез клетки эта разница будет не столь велика, так как у *Poa pratensis*, собранного на Таймыре, клетки несколько мельче. Длина оболочки срединного среза клетки у него составляет 78 мкм, и на 10 мкм насчитывается 2.5 митохондрии. Следовательно, на срезе клетки имеется приблизительно 20 митохондрий. А у *P. pratensis*, произрастающего в Ленинградской обл. (как показывает такой же расчет), примерно 8—9 митохондрий, т. е. приблизительно в 2 раза меньше.

ТАБЛИЦА 3

Размеры митохондрий (в мкм)

Вид	Крайний Север		Ленинградская обл.	
	длина	ширина	длина	ширина
Poa pratensis	0.80±0.04	0.45±0.02	0.92±0.03	0.53±0.02
Poa alpina	0.98±0.01	0.55±0.02	—	—
Poa annua	—	—	0.87±0.02	0.52±0.02
Astragalus richardsonii	1.36±0.04	0.74±0.02	—	—
Astragalus cicer	—	—	0.99±0.04	0.62±0.02

Эндоплазматический ретикулум развит довольно хорошо. В цитоплазме часто обнаруживаются мелкие липидные капли (рис. 2, *Г*). В вакуоли выявляется электронноплотный осадок (рис. 2, *В*).

Клетки мезофилла *P. alpina*, собранного на Кольском по-ве, сходны по своему строению с клетками мезофилла *P. pratensis*, произрастающего на Таймыре. Различия проявляются главным образом в том, что у *P. alpina* клетки крупнее (табл. 2), хлоропласты содержат больше крахмальных зерен (рис. 2, *Е*), митохондрии имеют несколько бо́льшие ра́змеры (табл. 3, рис. 2, *Ж*).

Интересно сопоставить число митохондрий в клетках описанных видов мятлика. Особи одного и того же вида (*P. pratensis*), произрастающие в различных экологических условиях, резко различаются по числу митохондрий на единицу длины оболочки на срезе клетки. У северных растений на 10 мкм длины оболочки митохондрий примерно в 2—3 раза больше, чем у особей умеренного климата (табл. 1). С другой стороны, даже разные виды, произрастающие в одинаковых условиях, имеют сходное число митохондрий (табл. 1). Этот факт свидетельствует о том, что различия, обнаруженные в числе митохондрий, вероятнее всего, обусловлены факторами среды, а не систематическим положением исследованных видов.

Клетки мезофилла *P. arctica* и *P. alpigena* (о. Врангеля) по своему субмикроскопическому строению существенно не отличаются от клеток мезофилла описанных видов мятлика, собранных на Севере. Их хлоропласты имеют хорошо развитую систему тилакоидов. В строме выявляются крупные крахмальные зерна (рис. 3 *А*, *В* — см. вклейку). Митохондрии встречаются часто. Эндоплазматический ретикулум развит сравнительно хорошо: помимо отдельных цистерн, обнаруживаются и их скопления. В цитоплазме выявляются мелкие вакуоли, как правило, заполненные электроннопрозрачным содержимым (рис. 3, *В*). В центральной вакуоли содержится электронноплотное вещество. Иногда она образует отростки, глубоко внедряющиеся в толщу цитоплазмы (рис. 3, *В*).

Отличительной особенностью клеток является то, что в их цитоплазме находится много кристаллических включений (рис. 3, *Б*), которые, вероятно, представляют собой белковые тела.

Палисадные клетки *Astragalus cicer* (Ленинградская обл.) имеют крупные хлоропласты. В строме пластид выявляются отдельные крахмальные зерна и мелкие пластоглобулы, которые нередко бывают собраны группами (рис. 3, *Г*).

Митохондрии довольно крупные (табл. 3), система крист развита хорошо, полости крист узкие. Микротела имеют мелкозернистый матрикс. Включений в нем не обнаружено. Эндоплазматический ретикулум представлен главным образом гранулярной формой. На срезах выявляются лишь отдельные профили срезов его цистерн. Аппарат Гольджи развит слабо. Диктиосомы обнаруживают низкую активность. Изредка в цитоплазме выявляются мелкие липидные капли. Вакуоль заполнена электроннопрозрачным содержимым (рис. 3, *Г*).

Палисадные клетки *Astragalus richardsonii*, произрастающего на о. Врангеля, по своим размерам и ультраструктуре значительно отличаются от клеток вышеописанного вида астрагала. Они гораздо крупнее (табл. 3), их хлоропласты содержат больше крахмальных зерен. Расположение пластид более компактное. Иногда хлоропласты даже частично налегают друг на друга (рис. 4, *А* — см. вклейку).

Митохондрии крупнее, чем у астрагала умеренного климата (табл. 2). По степени развития крист и плотности матрикса существенных различий не обнаруживается (рис. 4, *Б*). На 10 мкм длины оболочки у *A. richardsonii* насчитывается примерно в 2 раза больше митохондрий, чем у *A. cicer* (табл. 1).

Гранулярный эндоплазматический ретикулум развит сильнее. Иногда удается обнаружить скопление цистерн ретикулума, характерное для типичной эргастоплазмы (рис. 4, *Б*). В клетках мезофилла астрагала, собранного в Ленинградской обл., такие картины ни разу не наблюдались. Элементы агранулярного ретикулума встречаются редко. Помимо крупной центральной вакуоли, в толще цитоплазмы выявляются и мелкие вакуоли, заполненные электроннопрозрачным содержимым.

Палисадные клетки *Dryas punctata* мелкие (рис. 4, *Д*). Их хлоропласты имеют плотный матрикс, в котором обнаруживаются крахмальные зерна и пластоглобулы (рис. 4, *В*). У некоторых пластид выявляются очень крупные инвагинации (рис. 4, *В*).

Митохондрии округлые с хорошо развитой системой крист (рис. 4, *В*). Пероксисомы встречаются часто. Эндоплазматический ретикулум представлен как гранулярной, так и агранулярной формами (рис. 4, *Г*). Профили цистерн гранулярного ретикулума часто имеют значительную протяженность. Агранулярный ретикулум также развит довольно хорошо.

Обращает на себя внимание тот факт, что клетки богаты цитоплазмой (рис. 4, *Д*), в которой располагается большое число рибосом, обычно сгруппированных в полисомы (рис. 4, *Г*). Вакуолизация клеток сравнительно слабая. Помимо центральной вакуоли, в толще цитоплазмы имеется много мелких вакуолей, заполненных электроннопрозрачным содержимым (рис. 4, *Д*). Центральная вакуоль чаще всего содержит электронноплотное вещество (рис. 4, *В*).

Обсуждение результатов исследования

Сравнительное изучение субмикроскопического строения клеток мезофилла близкородственных видов, произрастающих в условиях Крайнего Севера и более умеренных широт, показало, что клетки мезофилла растений, выросших на Севере, имеют больше митохондрий, липидных капель, более развитый эндоплазматический ретикулум. Их хлоропласты образуют выросты или глубокие инвагинации. Можно предположить, что эти признаки возникли в результате приспособления растений к пониженной температуре, так как именно данный фактор является ведущим в условиях Крайнего Севера (хотя безусловно нельзя отрицать и влияние других особенностей климата Крайнего Севера). В этом отношении интересно проследить, как изменяется субмикроскопическое строение клеток мезофилла у растений с зимующими листьями при наступлении холодов. Так, в работе Ю. Е. Новицкой (1974) показано, что в сентябре—октябре в клетках мезофилла хвои ели и сосны увеличивается объем гиалоплазмы и возрастает число органелл. Особенно сильно развивается агранулярный эндоплазматический ретикулум. Аналогичная перестройка в осеннее время происходит и в структуре клеток коровой (Васильев, 1971; Красавцев, Туткевич, 1971) и древесинной (Барильская, 1976) паренхимы. Такие изменения в строении клеток можно вызвать и экспериментальным путем. Так, например, при закаливании пшеницы с помощью низких температур в клетках мезофилла увеличиваются объем цитоплазмы, число митохондрий и рибосом. Эндоплазматический ретикулум становится значительно более развитым (Силаева, 1978; Мишустина и др., 1978; Балагурова и др., 1978), т. е. опять-таки появляются признаки, свойственные клеткам мезофилла северных растений. Все эти данные в какой-то мере указывают на то, что описанные особенности строения клеток мезофилла видов, произрастающих на Севере, появились в результате их приспособления к пониженным температурам.

Возникает вопрос, каково их адаптивное значение? Ставя такой вопрос, мы, конечно, не сможем дать на него полного ответа и лишь в какой-то мере обсудим некоторые аспекты этой сложной проблемы.

Липидные капли, встречающиеся в большом количестве в клетках мезофилла северных растений, вероятно, следует рассматривать как запасные вещества, которые в определенных условиях расходуются на выработку энергии. Такое предположение было высказано еще С. Л. Ивановым (1924), показавшим с помощью биохимических методов исследования, что с продвижением на Север у растений накапливается больше менее насыщенных жирных кислот — линолевой и линоленовой. Эти кислоты имеют двойные связи и могут сравнительно легко окисляться.

Запасные белки, обнаруженные в цитоплазме клеток мезофилла некоторых видов, вероятно, также используются для выработки энергии.

Хлоропласты северных видов часто обнаруживают глубокие инвагинации и выросты. Наличие таких образований отмечено и у пластид альпийского растения — *Ranunculus glacialis* L. (Lütz, Moser, 1977). По мнению этих авторов, выросты хлоропластов могут отшнуровываться, давая начало новым пластидам. Увеличение числа хлоропластов таким путем они рассматривают как одну из важнейших адаптивных особенностей альпийских растений, произрастающих в условиях пониженных температур и короткого вегетационного периода. Авторы, однако, не приводят убедительных данных, свидетельствующих о том, что увеличение числа хлоропластов у *R. glacialis* может происходить путем почкования. На наш взгляд, более вероятным является высказанное ими же другое предположение, согласно которому выросты хлоропластов, значительно увеличивая их поверхность, облегчают обмен метаболитами между пластидой и цитоплазмой. Такую же роль, вероятно, играют и инвагинации.

Переходя к обсуждению следующего признака — повышенной численности митохондрий, прежде всего следует остановиться на характеристике дыхания растений Крайнего Севера. На основании детального изучения

дыхания растений о. Врангеля Т. И. Иванова и М. Д. Васьковский (1976) показали, что у арктических видов дыхательная способность выше, чем у растений умеренного климата. При сравнении интенсивности дыхания растений различных климатических зон с учетом температур, характерных для вегетационного периода в данной зоне, получается иная картина. Так, интенсивность дыхания близкородственных видов о. Врангеля и Ленинградской обл., измеренная при средневегетационных температурах этих мест (соответственно 15 и 25° С), оказалась приблизительно одинаковой (Иванова, Васьковский, 1976). Хорошо известно, что с понижением температуры интенсивность дыхания снижается. Возникает вопрос, за счет чего растения о. Врангеля при более низких температурах поддерживают такую же интенсивность дыхания, как и близкородственные виды, произрастающие в Ленинградской обл.?

Согласно концепции, развиваемой В. Я. Александровым (1975), в процессе адаптации организмов к новым температурам происходит изменение конформационной гибкости белковых молекул, в результате чего изменяется и температурная зависимость активности фермента. При адаптации к холоду конформационная гибкость белковых молекул повышается и оптимум активности фермента сдвигается на температурной шкале в сторону низких температур. Следует ожидать, что при таком пути адаптации организмов не будет каких бы то ни было изменений в структуре цитоплазмы клетки и числе ее органелл. Существуют, однако, и другие пути регуляции ферментативной активности при адаптации организмов к различным температурам. Одним из таких путей является изменение количества ферментов в клетке (Александров, 1975; Хочачка, Сомеро, 1977). При таком способе адаптации поддержание достаточно высокой скорости реакций в условиях низких температур достигается за счет увеличения содержания ферментов в клетке. П. Хочачка и Дж. Сомеро (1977) рассматривают этот путь как один из основных способов регуляции ферментативной активности.

Как известно, ферменты цикла Кребса локализованы в митохондриях. Поскольку растворяющая способность внутриклеточной жидкости и число участков мембран для прикрепления ферментов, вероятнее всего, ограничены (Хочачка, Сомеро, 1977), можно предположить, что концентрация энзимов в митохондриях, имеющих близкие размеры и сходную по степени развития систему крист, остается более или менее постоянной. Следовательно, увеличение концентрации ферментов митохондрий в клетке должно быть связано с повышением численности этих органелл.

У исследованных нами растений, произрастающих на Крайнем Севере, клетки мезофилла более насыщены митохондриями по сравнению с близкородственными видами Ленинградской обл. Это дает некоторые основания полагать, что поддержание интенсивности дыхания у северных растений примерно на таком же уровне, как и у видов умеренного климата, может достигаться за счет увеличения числа митохондрий в клетке.

Согласно литературным данным, при адаптации животных к низким температурам также происходит увеличение численности митохондрий в клетке. Так, у угря, содержащегося при 8° С, число митохондрий на срезе мускула на 20×10 мкм^2 составляло 25—30, а при 22° С — 13—15 (Jankowsky, Korn, 1965). Аналогичные результаты были получены на клетках печени Blennius pholis (Campbell, Davies, 1978). Имеются данные и о повышении числа митохондрий в клетках насекомых, адаптированных к холоду (Mutchmor, 1967).

Наряду с увеличением численности митохондрий в клетках мезофилла северных растений наблюдается формирование более развитого эндоплазматического ретикулума. Как уже говорилось выше, в литературе имеются данные о появлении высокоразвитого ретикулума в клетках коры или мезофилла у видов с не опадающими на зиму листьями с наступлением осени или при закаливании растений с помощью низких температур. Увеличение числа органелл, формирование более развитой мембранной системы, а также повышение содержания цитоплазмы в клетке рассматриваются как признак морозостойкости (Siminovitch, 1963; Singh et al., 1975; Силаева, 1978).

Предполагается, что увеличение мембранных элементов в клетке должно способствовать интенсификации ферментативных процессов при пониженных температурах.

Формирование более развитого эндоплазматического ретикулума в клетках северных растений, очевидно, также связано с поддержанием их достаточно высокой ферментативной активности в условиях холодного климата. Это, вероятно, проявляется, во-первых, в том, что гранулярный ретикулум, являясь органеллой, ответственной за биосинтез белка, может поддерживать достаточно высокую концентрацию ферментов в клетке. Во-вторых, мембраны обеих форм ретикулума являются местом локализации определенных ферментов и более развитая сеть гранулярного и агранулярного ретикулума может обеспечить повышенную концентрацию этих ферментов в клетке.

Таким образом, клетки мезофилла изученных нами растений, произрастающих на Крайнем Севере, по своему субмикроскопическому строению отличаются от клеток мезофилла видов умеренного климата. Клетки мезофилла северных растений имеют больше митохондрий, липидных капель, более развитый ретикулум. Это, по-видимому, позволяет им поддерживать метаболизм на достаточно высоком уровне при пониженных температурах. Увеличение численности органелл в клетке, вероятно, можно рассматривать как один из путей адаптации растений к суровому климату Крайнего Севера.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. 1975. Клетки, макромолекулы и температура. Л.

Балагурова Н. И., М. А. Тихова, Г. М. Сулимова. 1978. Ультраструктурные изменения в клетках листьев картофеля при закаливании и повреждающем действии низких температур. Тез. докл. IV Всес. симп. «Электронная микроскопия в ботанических исследованиях». Рига.

Барильская Л. А. 1976. Ультраструктура клеток древесинной паренхимы *Betula pendula* Roth. Тез. докл. VII Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Петрозаводск.

Барыкина Р. П., Л. В. Кудряшов. 1973. Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. Бот. ж., 58, 3.

Васильев А. Е. 1971. Ультраструктура зимующей хлоренхимы хвойных. Тез. Всес. совещ. по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск.

Вихирева-Василькова В. В. 1970. Анатомическое строение листьев. В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л. — 1972. Анатомическое строение листа некоторых арктических осок. Бот. ж., 57, 3.

Иванов С. Л. 1924. Учение о растительных маслах. М.

Иванова Т. И., М. Д. Васьковский. 1976. Дыхание растений острова Врангеля. Бот. ж., 61, 3.

Красавцев О. А., Г. И. Туткевич. 1971. Ультраструктура клеток коровой паренхимы древесных растений в связи с их морозостойкостью. Физиол. раст., 18, 3.

Мишустина П. С., Л. Е. Колегова, О. В. Петрова, О. И. Колоша. 1978. Изменения ультраструктуры клеток озимой пшеницы в связи с зимостойкостью. Тез. докл. IV Всес. симп. «Электронная микроскопия в ботанических исследованиях». Рига.

Назаров С. К. 1977. Фотосинтез растений острова Вайгач. Автореф. канд. дис. Казань.

Новицкая Ю. Е. 1974. Физиологическая роль эндоплазматического ретикулума и гиалоплазмы клеток мезофилла хвойных растений. Мат. III Всес. симп. по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Петрозаводск.

Силаева А. М. 1978. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев.

Хочачка П., Дж. Сомеро. 1977. Стратегия биохимической адаптации. М.

Campbell C. M., P. S. Davies. 1978. Temperature acclimation in the teleost, *Blennius pholis*: changes in enzyme activity and cell structure. Comp. Biochem. Physiol., 61B, 1.

Jankowsky H.-D., H. Korn. 1965. Der Einfluss der Adaptationstemperatur auf den Mitochondriengehalt des Fischmuskels. Naturwis., 52, 20.

Lütz C., W. Moser. 1977. Beiträge zur Cytologie hochalpiner Pflanzen. I. Untersuchungen zur Ultrastruktur von *Ranunculus glacialis* L. Flora, 166, 1.

Mutchmor J. A. 1967. Temperature adaptation in insects. In: Molecular mechanisms of temperature adaptation. Washington.

Siminovitch D. 1963. Evidence from increase in ribonucleic acid and protein synthesis in autumn for increase in protoplasm during the frost-hardening of black locust bark cells. Canad. J. Bot., 41, 9.

Singh J., I. A. Roche, D. Siminovitch. 1975. Membrane augmentation in freezing tolerance of plant cells. Nature, 257, 5528.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 V 1980.

SUMMARY

A comparative study of the mesophyll cells by means of the electron microscope in some plants from the Extreme North (*Poa pratensis* L., *P. alpina* L., *P. arctica* R. Br., *P. alpigena* (Blytt) Lindm., *Astragalus richardsonii* Sheldon, *Dryas punctata* Juz.) and the Leningrad district (*Poa pratensis* L., *P. annua* L., *Astragalus cicer* L.) have been carried out. The leaf chlorenchyma cells (are) shown to have a number of structural peculiarities. Their chloroplasts often have deep invaginations and excrescences. The plastids are situated more compactly. A number of mitochondrias is bigger. The endoplasmatic reticulum is more developed. A lot of lipid drops have been found in the cells. Adaptive significance of the mentioned characters is discussed.

УДК 581.9 (985)

Б. Н. Норин

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕКОТОРЫХ ТИПОВ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА КРАЙНЕГО СЕВЕРА

B. N. NORIN. PHYTOCOENOTICAL ORGANIZATION OF SOME TYPES OF VEGETATIONAL COVER IN THE EXTREME NORTH

В настоящее время среди исследователей растительного покрова Крайнего Севера господствует пространственно-морфологическое понимание растительного сообщества. Однако анализ ценотических отношений растений в нанополигональных пятнистых тундрах, лиственничных редколесьях и валиково-полигональных болотах показывает, что так называемые растительные сообщества, выделенные на основе пространственно-морфологических признаков, в этих типах растительного покрова являются сложными образованиями, состоящими из комплексов автономных синузий, фрагментов фитоценозов и фитоценозов. Эти образования не могут рассматриваться в ряду фитоценомеров — они являются фитохорологическими единицами.

Растительному покрову Крайнего Севера свойственна исключительно дробная пестротность (мозаичность, нано- и микрокомплексность), обусловленная не только почти повсеместно развитым нано- и микрорельефом, но и фитогенным расчленением растительности. Наличие небольшой протяженности довольно резко различающихся растительных микрогруппировок (нередко несколько метров, а в некоторых типах даже дециметров) при значительном флористическом однообразии растительного покрова на больших площадях привело большинство исследователей Севера к широкому пониманию растительных сообществ тундры. Этому способствовало уже сложившееся ранее при исследовании лесов и степей представление о протяженности фитоценозов как основных единиц растительности, измеряемой в этих зонах обычно несколькими десятками и сотнями метров. Исследователи-тундроведы до сих пор находятся в плену данного представления и поэтому не допускают возможности иного взгляда на протяженность фитоценоза. Помимо этого, широкое понимание растительных сообществ у исследователей Крайнего Севера явилось следствием эколого-географического подхода к изучению растительного покрова тундры, превалирующего в геоботанических исследованиях до настоящего времени, тогда как фитоценологический подход применяется очень мало.

Кажется странным, что активно развивавшееся в 30-е годы в тундроведении, как и вообще в геоботанике, воззрение на растительное сообщество как на группировку растений, определяемую их ценотическими отношениями, конкуренцией, в последующие годы было предано почти полному забвению и возобладало пространственно-морфологическое понимание сообщества. Данное явление можно объяснить лишь тем, что в связи с практическими задачами обследования оленьих пастбищ на Севере, требовавшими охвата в короткое время больших территорий, а также в связи с необходимостью картографирования растительности нужно было оперировать достаточно крупными территориальными еди-

ницами растительного покрова. Такая пространственно-морфологическая единица была предложена, это — «тип тундры» (Самбук, 1931), но Ф. В. Самбук предостерегал, что данная единица является сборной, состоит из ряда ассоциаций и поэтому обязательно требует фитоценотической расшифровки. Однако, несмотря на такое предостережение, понимание основной единицы растительности как пространственно-морфологической получило в последующем широкое распространение — подкупали легкость глазомерного выделения и описания таких единиц в природе, ненужность при их выделении ценотического анализа, часто довольно трудного в осуществлении. При таком подходе фитоценозом считается участок растительного покрова, в какой-то степени однородный по флористическому составу и ряду синморфологических признаков; взаимоотношения растений и взаимоотношения растительных микрогруппировок, т. е. ценотический аспект растительного покрова, отходят на дальний план или же вообще не принимаются во внимание. Ценотические отношения растений в выделенных данным методом единицах могут и отсутствовать, например в «фитоценозах» раздельно растущих растений на речных отмелях. В последнее время делаются попытки теоретически обосновать данный подход (Матвеева, 1970; Катенин, 1972; Матвеева и др., 1973) и вновь выдвигается понятие «тип тундры», но уже в виде основной единицы растительности, т. е. как синоним растительного сообщества (Матвеева, 1978, с. 73).

Нужно отметить, что в геоботанических работах по Крайнему Северу в настоящее время почти повсеместно господствует это пространственно-морфологическое понимание тундровых растительных сообществ. Более того — подобное понимание фитоценоза применяется и при исследованиях в других природных зонах, в других типах растительности (леса, степи), но в этих случаях не так заметен отход от ценотической сущности растительного сообщества ввиду меньшей пестротности растительного покрова, в связи с чем выделяемые по морфологическим признакам пространственные единицы обычно совпадают в границах с ценотическими единицами. По-видимому, в настоящее время в связи с широким развитием исследований функционирования экологических систем и их компонентов, одним из которых является растительность, совершенно необходимо вновь обратить внимание на ценофункциональный подход к растительному покрову, так как правильная интерпретация результатов таких исследований может быть получена только при привязке их к функциональным единицам. Пример подобного подхода к растительному покрову мы и приводим в данной статье.

При анализе структуры растительного покрова мы исходим из ценотического, ценофункционального понимания растительного сообщества, в связи с чем и толкование структуры растительного покрова будет фитоценотическим. Фитоценотической структурой (организацией) растительного покрова мы (Норин, 1980) называем пространственные и ценофункциональные отношения растительных группировок (синузий, фитоценозов и их комплексов).

Растительным сообществом (фитоценозом) необходимо считать ценотически обусловленную группировку растений, в которой состав и соотношения обилий (масс, количества особей) растений в той или иной мере регулируются конкуренцией и средообразованием эдификаторной синузии, обусловливающей существование в определенной амплитуде экологических условий определенного набора подчиненных синузий (Норин, 1979а). Средообразующая функция эдификатора по сравнению с его конкурентными возможностями нередко охватывает большее пространство, т. е. может распространяться на соседние сообщества. Такое средообразование может быть и ценотически значимым, т. е. оказывающим влияние на состав и строение соседних фитоценозов. Но это будет уже межценозное взаимодействие, влияние одного сообщества в целом на другое без участия конкуренции, являющейся основным свойством

сообщества. Если же эдификатор представлен одной особью или небольшой группой особей, группировка будет фрагментом сообщества.

В комплексе фитоценозов (или фрагментов фитоценозов, или синузий) единого эдификатора нет, но имеется ценотическое взаимодействие соседних фитоценозов (фрагментов фитоценозов, синузий) через изменение ими среды, т. е. такое взаимодействие, когда один из фитоценозов (или оба взаимно) оказывает влияние на состав другого. Возможно существование ценотически значимых конкурентных взаимовлияний растений разных фитоценозов (особенно фрагментов фитоценозов), но вследствие того что растения этих фитоценозов испытывают наибольшее воздействие своего эдификатора, они относятся к самостоятельным группировкам, хотя и образуют совместно комплекс. Необходимо подчеркнуть, что комплекс могут образовывать не только фитоценозы или их фрагменты, но и автономные синузии, не входящие в какие-либо фитоценозы.

Исходя из данных теоретических предпосылок, произведем анализ фитоценотической структуры некоторых основных типов растительного покрова Крайнего Севера на примере урочища Ары-Мас (п-ов Таймыр), где находятся самые северные в мире лесные массивы. Из основных типов фитохор здесь представлены нанополигональные морозно-трещиноватые пятнистые тундры, лиственничные редколесья и валиково-полигональные болота.

Нанополигональные морозно-трещиноватые пятнистые тундры чрезвычайно широко распространены по всему Северу. Внешне они выглядят следующим образом. Нанополигоны высотой 10—40 и диаметром от 80 до 200—300 см разделены понижениями шириной 10—70 см, имеющими в срединной части трещину морозного происхождения (внизу нередко с ледяным клином), сверху затянутую моховым покровом. Центры повышенных нанополигонов обычно не имеют связного растительного покрова и представляют собой пятна оголенного грунта часто с корочкой накипных лишайников и водорослей и с отдельными цветковыми растениями. Эти пятна «голого грунта» размером от 10 см до 1 м (иногда и более) в поперечнике обрамляются в большинстве случаев слегка повышенным валиком-бровкой из сплошного или разреженного покрова мхов, лишайников и сосудистых растений. Понижения-трещины между полигонами всегда затянуты относительно мощным моховым покровом со значительно меньшим по сравнению с бровками участием сосудистых растений, а нередко и вообще почти без них.

Имеющаяся в литературе трактовка таких образований наглядно показывает неразработанность некоторых основополагающих теоретических положений тундроведения, в частности понятий и определений растительного сообщества, комплекса сообществ и др. Одни исследователи считают пятнистую тундру с ее пятнами голого грунта, окаймляющими их бровками и понижениями-трещинами, типичным примером растительного сообщества, однородного в своей неоднородности (Александрова, 1962, 1970; Матвеева, 1970). Другие же считают ее типичным примером комплекса фитоценозов или фрагментов фитоценозов (Богдановская-Гиенэф, 1938; Сочава, Городков, 1956; Боч и др., 1970, и др.). Подобный разнобой в толковании ранга единиц существует и в отношении ряда других растительных группировок Крайнего Севера.

Рассмотрим строение нанополигональной морозно-трещиноватой пятнистой тундры на нескольких конкретных примерах.

Описание 20-69 — нанополигональная морозно-трещиноватая пятнистая осоково-дриадовая гилокомиевая тундра (рис. 1). Водораздельная ступенчато-грядовая равнина в урочище Ары-Мас (Белорусова, 1978), плоская вершина гряды. Нанорельеф: плоские бугорки высотой 15—20 см, разделенные морозобойными трещинами на полигоны диаметром 1.5—2.5 м; на вершинах бугорков пятна голого или полузаросшего грунта, занимающие 20% площади.

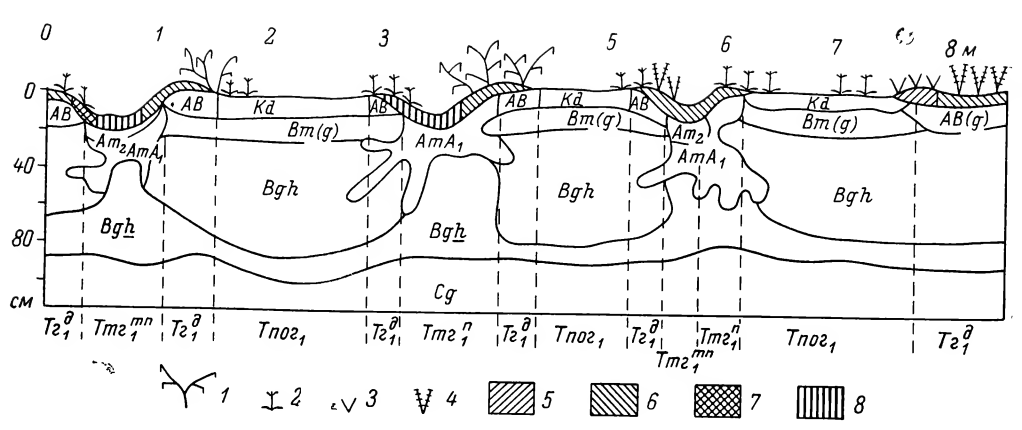


Рис. 1. Строение нанополигональной морозно-трещиноватой пятнистой осоково-дриадовой гилокомиевой тундры. Урочище Ары-Мас (п-ов Таймыр).

Синузии: *1* — Salix arctica, *2* — Dryas punctata, *3* — Carex ensifolia, *4* — Cassiope tetragona, *5* — Ptilidium ciliare, *6* — Hylocomium splendens, *7* — Aulacomnium turgidum, *8* — Tomenthypnum nitens. Почвы: $Tг_1^д$ — тундровая глееватая задернованная, $Tmг_1^п$ — тундровая трещинно-перегнойная глееватая, $Tmг_1^{тп}$ — тундровая трещинно-торфянисто-перегнойная глееватая, $Tпог_1$ — тундровая остаточно-глееватая (пятна).

Кустарниковый ярус: не выражен, лишь *Salix arctica* местами на бровках, окружающих пятна, образует синузию (5% площади). Встречаются отдельные побеги *Salix glauca*.[1]

Травяно-кустарничковый ярус: сомкнутость 0.5, высота 2—10 см; представлен синузиями Dryas punctata (40%), Carex ensifolia с доминантом *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (5%) и Cassiope tetragona (1%). Помимо доминантов этих синузий, в фитохоре отмечены *Astragalus umbellatus* и *Carex fuscidula* (sp), а также *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Festuca vivipara*, *Hierochloë alpina*, *Juncus biglumis*, *Luzula confusa*, *Lycopodium selago* ssp. *arcticum*, *Pedicularis capitata*, *Pinguicula algida*, *Poa bryophila*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Saxifraga hirculus*, *Tofieldia coccinea*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (sol).

Мохово-лишайниковый ярус: покрытие 80%, мощность 1—8 см, представлен синузиями Hylocomium splendens с доминантом *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (60%), Tomenthypnum nitens (15%), Aulacomnium turgidum (3%) и Ptilidium ciliare (2%). Видовой состав указанных синузий не отличается большим разнообразием, в них отмечены с покрытием $< 1\%$ *Cephalosiella arctica*, *Dicranum elongatum*, *D. spadiceum*, *Distichium inclinatum*, *Ditrichum flexicaule*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Rhacomitrium canescens*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphenolobus minutus*, а также лишайники *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Cladina rangiferina*, *Cladonia pleurota*, *Cornicularia divergens*, *Dactylina arctica*, *Peltigera aphthosa* var. *aphthosa*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnolia vermicularis*. На пятнах голого грунта до 10% площади занимают накипные лишайники.

Распределение синузий по элементам нанорельефа очень четко фиксируется (рис. 1). Понижения-трещины затянуты преимущественно синузиями мхов, иногда совместно с синузиями Cassiope tetragona или Carex ensifolia. Бровки вокруг пятен составлены более сложными образованиями, это — микрогруппировки из моховых синузий (наиболее часто Hylocomium splendens) и синузий Dryas punctata, Carex ensifolia, реже Cassiope tetragona, и лишь иногда на них накладывается синузия Salix arctica.

[1] Названия сосудистых растений, мхов и лишайников даны по флористическим спискам, приведенным в книге «Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. . .» (1978) Н. Е. Варгиной, О. М. Афониной, А. Л. Жуковой, Ю. Л. Мартиным и Т. Х. Пийн.

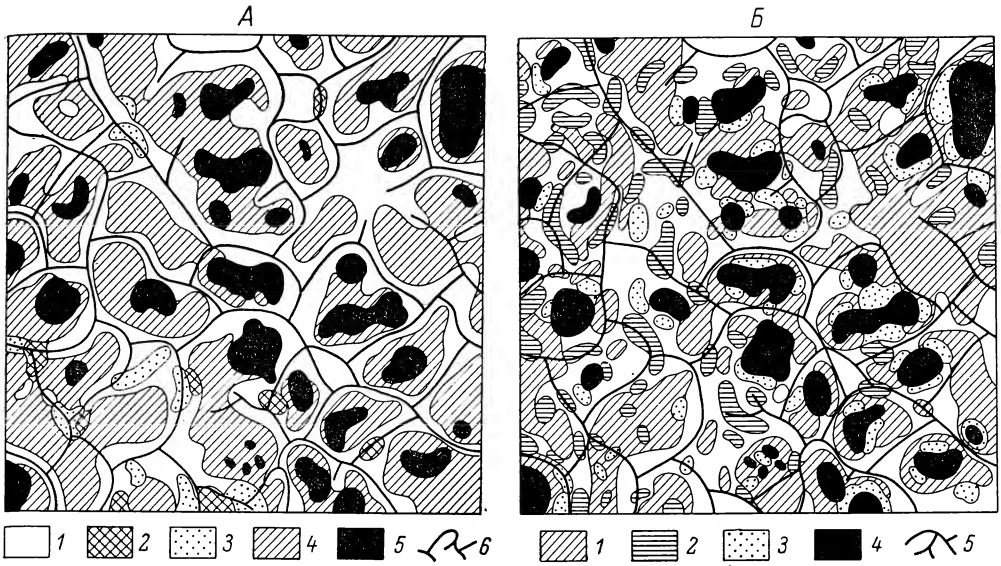


Рис. 2. Строение нанополигональной морозно-трещиноватой пятнистой дриадово-кассиопово-осоковой гилокомиевой тундры. Урочище Ары-Мас (п-ов Таймыр). Площадь 10×10 м.

А — мохово-лишайниковый ярус. Синузии: *1* — Hylocomium splendens, *2* — Aulacomnium turgidum, *3* — Tomenthypnum nitens, *4* — разреженные группировки сложного состава (*Cetraria cucullata*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Dicranum* sp. sp., *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ptilidium ciliare* и др.), *5* — пятна голого грунта, *6* — морозобойные трещины.
Б — травяно-кустарничковый ярус. Синузии: *1* — Carex ensifolia, *2* — Cassiope tetragona, *3* — Dryas punctata, *4* — пятна голого грунта, *5* — морозобойные трещины.

Взаимоотношения синузий в этой фитохоре разнообразны. Следует прежде всего отметить отсутствие единого эдификатора для всей фитохоры, что свидетельствует о том, что это не единый фитоценоз. Синузии мхов в понижениях относительно независимы от растений бровок, хотя часть корней последних проникает в них. Наблюдается прямая зависимость мхов в понижениях от режима влажности — в наиболее глубоких понижениях развиваются синузии гигрофильных мхов, тогда как в неглубоких обычно присутствуют те же мхи, что и на бровках, но с несколько иным видовым составом синузий. На бровках кустарничковые (или осоковые) и моховые синузии значительно воздействуют друг на друга вплоть до того, что синузии мхов иногда совершенно вытесняются с бровок, особенно под влиянием *Dryas punctata*, создающей очень сильное затенение под плотно прижатыми к поверхности почвы побегами с густым расположением листьев. Подобный эффект нередко создается также ветошью *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*.

Аналогичное строение нанополигональной тундры видно и на другом примере.

Описание 41-70 — нанополигональная морозно-трещиноватая пятнистая дриадово-кассиопово-осоковая гилокомиевая тундра (рис. 2). Вершина увала на водораздельной ступенчато-грядовой равнине в урочище Ары-Мас. Нанорельеф: плоские бугорки округлой формы диаметром 1.0—1.5 м, возвышающиеся на 15—20 см над понижениями-трещинами; голые пятна на вершинах бугорков занимают 15% площади.

Кустарниково-травяно-кустарничковый ярус: сомкнутость 0.6, высота 2—20 см. В ярусе доминируют лишь три синузии — Carex ensifolia, Cassiope tetragona и Drays punctata, причем они распространены в основном на бровках, заходя иногда на откосы понижений-трещин (*Dryas punctata* исключительно на бровках вокруг пятен голого грунта). Большинство растений яруса строго дифференцировано по элементам нанорельефа: только на пятнах встречаются *Juncus biglumis* и *Carex fuscidula* (sol), на бровках — *Arctagrostis latifolia*, *Pedicula-*

ris capitata, *P. lapponica*, *P. verticillata*, *Pyrola grandiflora*, *Saxifraga hieracifolia*, *Tofieldia coccinea* (sol); на бровках и в понижениях-трещинах — отдельные побеги кустарников *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *S. glauca*, а также *Parrya nudicaulis*, *Polygonum bistorta*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus* (sol).

Мохово-лишайниковый ярус: покрытие 80%, мощность 1—8 см. Доминирует синузия Hylocomium splendens (40%), имеются синузии Aulacomnium turgidum, Tomenthypnum nitens. Эти синузии занимают почти исключительно понижения-трещины. Широкие бровки вокруг пятен не имеют синузий данного яруса, здесь в составе разреженных группировок существует довольно пестрый набор мхов и лишайников (*Aulacomnium turgidum*, *Dicranum* sp. sp., *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ptilidium ciliare*, *Tomenthypnum nitens*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Peltigera aphthosa*).

Анализ фитоценотической организации нанополигональных тундр приводит к следующему заключению.

На пятнах «голого грунта» в центре нанополигонов развиваются агрегации — ценотически неассоциированные группировки растений. В эти агрегации проникают отдельные корни растений из группировок валиков-бровок, окружающих пятна, но их конкурентное влияние может отражаться лишь на отдельных растениях агрегации и притом оно совершенно незначительно по сравнению с ежегодным воздействием процессов перемешивания грунта, «морозного кипения», зимней ветровой шлифовки — «корразии». В результате этого на пятнах обычно не могут сложиться ценотически ассоциированные группировки, кроме тех периодов, когда морозные процессы в результате некоторого улучшения общих климатических условий (или локальных местных условий) несколько затухают и начинается зарастание пятен.

Группировки понижений-трещин — это в большинстве случаев отдельные хорошо выраженные синузии мхов (в Ары-Масе с доминантами *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* и др.) с той или иной примесью одиночных сосудистых растений. Эти синузии не могут испытывать конкуренции со стороны растений валиков-бровок вследствие специфики биологии мхов, в результате чего корневая конкуренция сосудистых растений бровок не может иметь сколь-либо существенного значения для синузий мхов в понижениях-трещинах. Группировки (синузии) мхов в западинах имеют собственные эдификаторы-доминанты, не находящиеся в подчинении у эдификаторов группировок на бровках. Даже в случае развития в понижениях-трещинах микрогруппировок из сосудистых растений и мхов, т. е. небольших пятен довольно различных фрагментов фитоценозов, которые могут находиться в конкурентных отношениях с сосудистыми растениями группировок на бровках, те и другие не могут быть объединены в единое сообщество вследствие отсутствия в них общего эдификатора. Однако они оказывают ценотически значимое воздействие друг на друга.

На бровках, окружающих голые пятна, обычно развиваются микрогруппировки, сложенные из синузий мхов (в Ары-Масе с доминантами *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*) и синузий некоторых сосудистых растений (наиболее часто *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*); нередко здесь развиты синузии лишайников (обычно доминантами являются *Cetraria cucullata*, некоторые виды родов *Cladina* и *Cladonia*, *Stereocaulon alpinum*). Эти микрогруппировки представляют собой фрагменты мохово-осоковых, мохово-кустарничковых и лишайниково-кустарничковых фитоценозов.

Таким образом, особенность фитоценотической структуры нанополигональной тундры заключается в том, что она не представляет собой единого сообщества — в ней нет общего эдификатора всех микрогруппировок. Отсутствие общего эдификатора обязывает рассматривать это об-

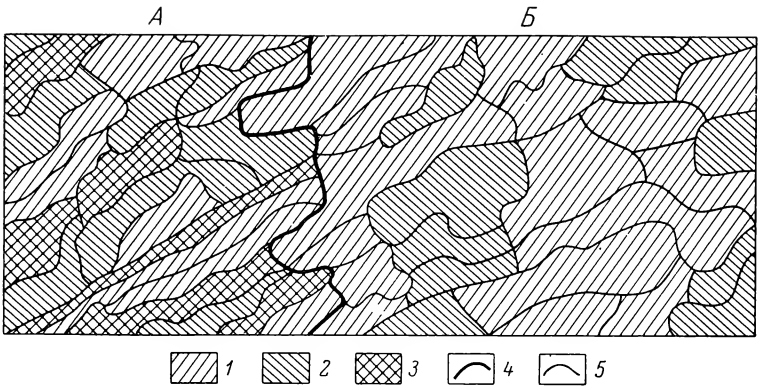


Рис. 3. Часть трансекта в нанополигональной морозно-трещиноватой пятнистой тундре. Урочище Ары-Мас (п-ов Таймыр). Площадь 40×100 м.

А — фитохора из трех элементов-нанокомплексов (пушицево-осоковая, кассиопово-осоковая и дриадово-кассиоповая пятнистые тундры); *Б* — фитохора из двух элементов-нанокомплексов (пушицево-осоковая и кассиопово-осоковая пятнистые тундры).
1 — пушицево-осоковая тундра, *2* — кассиопово-осоковая тундра, *3* — дриадово-кассиоповая тундра, *4* — границы фитохор, *5* — границы нанокомплексов.

разование как комплекс. Компонентами данного комплекса являются микрогруппировки, представляющие собой как отдельные синузии (преимущественно моховые), так и фрагменты довольно разнообразных осоково- и кустарничково-моховых (и кустарничково-лишайниковых) сообществ, обычно приуроченных к определенным элементам нанорельефа. Эти синузии и фрагменты сообществ ввиду их небольшой протяженности ценотически влияют друг на друга через конкуренцию корневых систем отдельных растений, а также благодаря некоторому изменению микроклиматических условий, и, вероятно, через опад. Компонентами большинства разновидностей этих комплексов наряду с синузиями и фрагментами сообществ выступают агрегации (неассоциированные группировки) голых пятен.

Данный тип фитоценотической структуры тесно связан с нанополигональностью грунтов, являющейся следствием морозных процессов (морозная трещиноватость, криотурбации). Последние накладывают свой отпечаток и на почвенные процессы, обусловливая также микрокомплексность почвенного покрова (см. рис. 1).[2] Дробность фитоценотических элементов в данном типе структуры растительного покрова вызывается не только отсутствием сильных эдификаторов, но и в значительной мере почвенными и грунтовыми условиями, а морфологический рисунок горизонтального распределения микрогруппировок — почти исключительно последними.

В. Б. Сочава (1979) выдвинул понятие об «элементарном гетерогенном контуре», которое в значительной мере соответствует нашей «фитохоре» (Норин, 1970, 1979а). Это понятие Сочава обосновывает следующим образом: «Каждый фитоценоз одной из ассоциаций на местности сочетается с фитоценозами других ассоциаций. Это происходит в порядке территориальной интеграции, в результате которой возникает элементарный гетерогенный ареал. . . Фитоценоз как ячейка материального и энергетического обмена может функционировать только будучи частью определенного территориального сочетания — элементарного гетерогенного единства. . . Понятие об элементарном гетерогенном пространстве еще требует разработки и обоснования. В порядке первоначальной постановки вопроса его можно определить как закономерно наименьшее по числу слагаемых сочетание фитоценомеров, при котором каждый из составляющих элементарный ареал фитоценомеров способен функционировать»

[2] Изучение почв произведено И. В. Игнатенко, с разрешения которого публикуются эти данные, за что автор сердечно ему признателен.

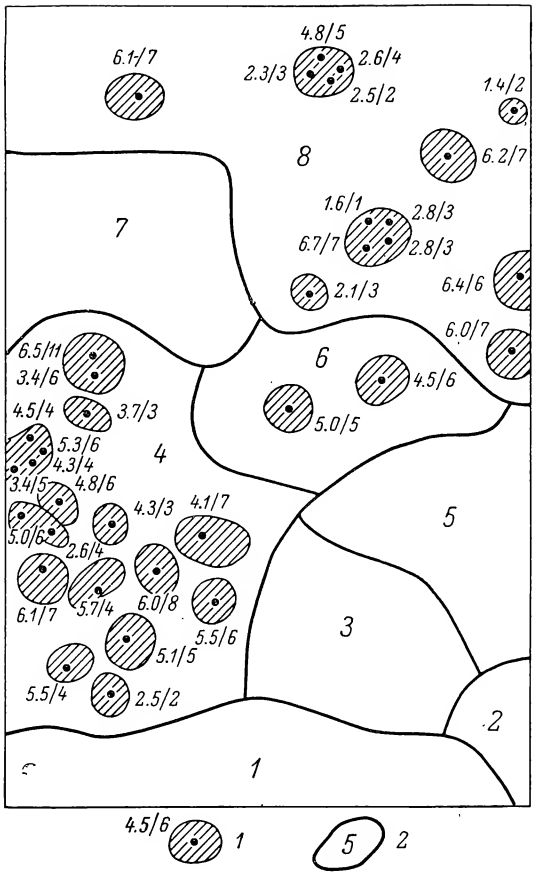


Рис. 4. Строение фитохоры осокового аулякомниево-птилидиевого лиственничного редколесья. Урочище Ары-Мас (п-ов Таймыр). Площадь 20×30 м.

1 — проекции крон и положение стволов *Larix gmelinii* (числитель — высота дерева, в м; знаменатель — диаметр ствола, в см); *2* — границы микрогруппировок; *цифры* — номер контура.

(с. 63). Отличие нашей фитохоры от элементарного гетерогенного контура мы видим в том, что фитохора может слагаться не только из фитоценозов (которые Сочава считает элементарными фитоценомерами), но и из фрагментов фитоценозов и даже из синузий (которые и являются в действительности элементарными фитоценомерами).

Исходя из этих положений «элементарный гетерогенный контур», или «фитохора», нанополигональной морозно-трещиноватой тундры представляет сочетание группировок понижений-трещин, бровок вокруг пятен и агрегаций на пятнах, образующих нанокомплекс. Каждый из этих элементов существует в том виде, в котором он представлен, лишь благодаря наличию других элементов, за исключением того, что пятна в этом комплексе могут отсутствовать. По-видимому, интеграция в пределах фитохоры нанополигональной тундры охватывает ряд изоморфных по нанорельефу и почвам, но различающихся по строению, видовому и синузиальному составу растительных нанокомплексов. Такие закономерные сочетания характерны для нанополигональных тундр; необходимо выяснить основу их интеграции, которой, возможно, являются специфические условия, создающиеся микрорельефом на определенных элементах мезорельефа. На рис. 3 представлена схема небольшого участка нанополигональной морозно-трещиноватой пятнистой тундры, на котором выделены две фитохоры, слагающиеся из разного числа элементов (нанокомплексов.)

Лиственничные редколесья в урочище Ары-Мас образованы *Larix gmelinii*. Их фитоценотическая структура ранее была детально нами рассмотрена (Норин, 1979б). Сейчас мы приведем лишь один пример строения редколесий (рис. 4; см. таблицу). Пробная площадь была заложена в урочище на II надпойменной террасе р. Новой (приток р. Хатанги). Микрорельеф на пробной площади представлен основной поверхностью, на фоне которой имеются повышения высотой 10—20 см и диаметром 3—5 м и понижения таких же размеров. Их распределение не связано с отдельными деревьями и группами лиственниц, так что изменения видового состава нижних ярусов редколесья не вызваны приуроченностью выделенных контуров к тем или иным элементам микрорельефа, за исключением контуров 1 и 2, которые представляют собой слабые понижения и где довольно значительное обилие *Carex stans*, вероятно, вызвано изменением экологических условий. Рисунок и таблица дают ясное

Площадь синузий (в процентах от общей площади контура) в осоковом аулякомниево-птилидиевом лиственничном редколесье (урочище Ары-Мас, п-ов Таймыр)

Ярусы и доминанты синузий	№ контура							
	4	6	8	1	2	3	5	7
Кустарниковый ярус								
Betula exilis	1	1	1	20	15	15	15	20
Ledum decumbens	30	20	20	—	+	—	—	—
Salix sp. sp.	1	10	10	15	10	3	15	10
Травяно-кустарничковый ярус								
Общая площадь синузий	35	25	25	40	25	20	20	20
Carex ensifolia ssp. *arctisibirica*	10	10	10	20	15	20	20	20
Carex stans	—	—	—	15	10	—	—	—
Cassiope tetragona	10	3	3	—	—	—	1	—
Dryas punctata	—	—	—	1	—	+	—	—
Eriophorum angustifolium	—	—	—	+	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum ssp. *microphyllum*	—	1	+	5	1	+	1	—
Vaccinium vitis-idaea var. *minus*	15	10	10	—	—	—	1	+
Мохово-лишайниковый ярус:								
Общая площадь синузий	90	90	80	90	95	90	90	90
Aulacomnium turgidum	20	40	20	30	1	20	20	20
Dicranum elongatum	1	—	1	+	+	1	+	+
Drepanocladus uncinatus	10	10	5	+	—	—	—	—
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	3	—	3	1	5	1	+	+
Ptilidium ciliare	50	30	40	20	70	40	50	50
Tomenthypnum nitens	5	5	5	40	15	20	20	20
Cetraria cucullata	—	+	3	—	3	1	—	—
Cladina rangiferina	1	+	3	+	1	+	+	+
Dactylina arctica	+	—	+	—	—	+	—	—
Stereocaulon alpinum	—	—	+	—	—	—	—	—

представление об отличиях контуров с древесным ярусом и без него по составу синузий нижних ярусов.

Не приводя здесь детального анализа фитоценотической структуры редколесий и его обоснования (для чего отсылаем читателя к одной из предыдущих наших статей: Норин, 1979б), мы дадим лишь общие выводы.

Северные лиственничные редколесья не представляют собой особых редколесных фитоценозов — они являются комплексами лесных и тундровых (иногда и болотных) фитоценозов и даже не фитоценозов, а обычно фрагментов фитоценозов. Это обусловливается неравномерной разреженностью и снижением эдификаторной роли древесного яруса, в результате чего среди фрагментов лесных фитоценозов возникают участки, свободные от конкуренции древесных пород или с ослабленной ролью последних. При этом отдельные корни лиственницы проникают на данные участки, где развиваются тундровые группировки с эдификаторами большей частью из числа видов кустарникового яруса (*Betula exilis*, виды рода *Salix*), реже из других ярусов (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Cassiope tetragona* и др.). В этом комплексе ведущая ценотическая роль принадлежит фрагментам лесных сообществ, которые оказывают значительное влияние на термический и водный режимы всего участка в целом.

Для удобства геоботанических работ при общем описании растительного покрова и его картографировании такие комплексы тундроведами обычно принимаются за фитоценозы и описываются как цельные единые объекты. Однако анализ показывает, что эти объекты не являются фитоценозами и не могут рассматриваться в ряду фитоценомеров, они представляют собой фитохорологические единицы.

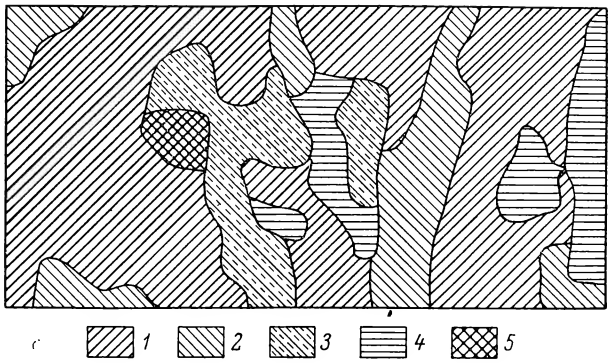


Рис. 5. Часть участка лиственничного редколесья на II надпойменной террасе р. Новой (урочище Ары-Мас, п-ов Таймыр). Площадь 200×400 м.

Фитохоры редколесий: *1* — багульниковое, *2* — ерниковое, *3* — ивовое, *4* — осоково-голубичное, *5* — кассиопово-осоковое.

Фитохоры лесотундровых редколесий обычно занимают большие площади по сравнению с тундровыми фитохорами; протяженность их в ряде случаев (при большой протяженности элементов мезорельефа) составляет несколько сот метров, чаще же несколько десятков метров (рис. 5).

Валиково-полигональные болота — чрезвычайно широко распространенный на Крайнем Севере тип фитоценотической организации растительного покрова. В наиболее общем виде они представляют собой многогранные полигоны с поперечником в 10—15 м, разделенные морозобойными трещинами, которые в глубине под слоем торфа заполнены ледяными жилами-клиньями. Эти трещины-понижения, имеющие ширину от 10 до 150 см и более, с обеих сторон обрамляются валиками высотой от нескольких сантиметров до 60—80 см (в зависимости от стадии развития болотной системы)и шириной до 2—3 м. Пониженные центральные части полигонов, так же как и трещины-понижения, нередко в течение почти всего вегетационного сезона покрыты водой.

В центральных частях полигонов развиваются типичные болотные сообщества из различных видов осок (в Ары-Масе обычны почти чистые заросли *Carex stans* или *C. chordorrhiza*, реже *C. vaginata* или *C. saxatilis*) со сплошным моховым покровом, сложенным из синузий Drepanocladus latifolius, Drepanocladus lapponicus, Drepanocladus vernicosus, Cinclidium latifolium и некоторых других.

Для валиков характерны очень пестрые по набору синузий тундровые растительные группировки — для Ары-Маса типичны фрагменты ерниковых (из *Betula exilis*) и ивняковых (из *Salix hastata*, *S. glauca*, *S. pulchra*, *S. reptans*) сообществ; здесь же распространены фрагменты кустарничково-моховых фитоценозов из обычных тундровых видов, а также отдельные моховые синузии. Этот пестрый набор группировок сильно варьирует на валике даже одного полигона, не говоря уже о разных частях полигонально-валиковых систем. Эти группировки находятся в очень сложных ценотических отношениях друг с другом. Единого эдификатора группировок на одном валике обычно нет, поэтому они не могут рассматриваться как одно сообщество, а представляют собой комплекс тундровых синузий и фрагментов сообществ.

В целом же ценотическая структура растительного покрова валиков, центральных частей полигонов и понижений-трещин может быть охарактеризована как комплекс болотных и тундровых растительных группировок (сообществ, фрагментов сообществ, синузий) на валиково-полигональных формах микрорельефа.

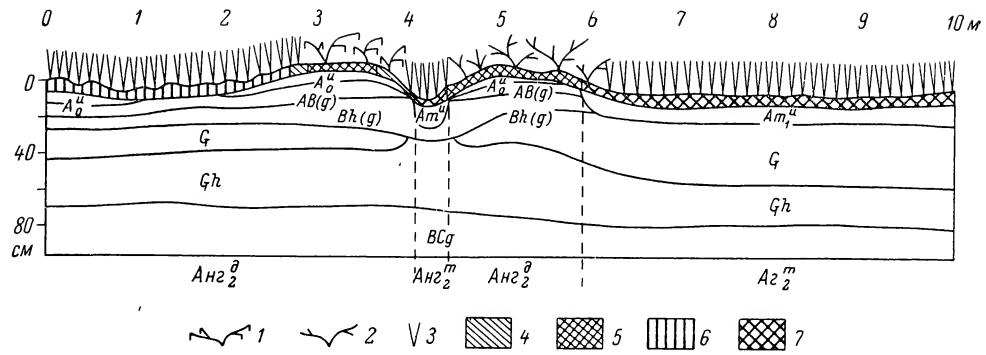


Рис. 6. Строение валиково-полигонального болота. Урочище Ары-Мас (п-ов Таймыр).

Синузии: *1* — Salix glauca, *2* — Betula exilis, *3* — Carex stans, *4* — Hylocomium splendens, *5* — Aulacomnium turgidum, *6* — Tomenthypnum nitens, *7* — Drepanocladus latifolius. Почвы: Анг$_2^д$ — аллювиальная слаборазвитая задернованная надмерзлотно-глеевая, Анг$_2^т$ — аллювиальная торфянистая надмерзлотно-глеевая, Аг$_2^т$ — аллювиальная торфянисто-глеевая.

В качестве примера валиково-полигонального болота приведем одно из описаний, выполненных на высокой пойме р. Новой в урочище Ары-Мас.

Описание 26-69. Микрорельеф участка виден на прилагаемом микропрофиле (рис. 6). Видовой состав группировок комплекса следующий:

	Валик	Центральная часть низкого полигона
Травяно-кустарничково-кустарниковый ярус		
Общая сомкнутость	50%	40%
Высота	До 25 см	До 25 см
Betula exilis	sp	—
Salix glauca	sp	—
S. pulchra	sol	sol
Arctagrostis latifolia	sol	—
Carex rariflora	sol	—
C. stans	sp	cop_2
Empetrum hermaphroditum	sol	—
Eriophorum vaginatum	—	un
Polygonum bistorta	sol	sol
P. viviparum	sol	—
Pyrola grandiflora	sol	—
Vaccinium uliginosum ssp. *microphyllum*	sp	—
Мохово-лишайниковый ярус		
Покрытие	100%	100%
Мощность	3—5 см	5—7 см
Aulacomnium turgidum	40%	—
Dicranum acutifolium	1	—
D. congestum	1	—
Drepanocladus latifolius	2	100%
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	30	—
Polytrichum jensenii	1	—
Sphagnum obtusum	1	—
S. subsecundum	1	—
Tomenthypnum nitens	20	—
Cetraria cucullata	1	—
Peltigera aphthosa	1	—

Таким образом, анализ фитоценотической организации некоторых основных типов растительного покрова Крайнего Севера показывает, что их структура более сложна, чем представлялось до настоящего времени, и в большинстве случаев они не могут рассматриваться как состоящие только из фитоценозов. Фитохоры Крайнего Севера, которые многими исследователями принимаются за фитоценозы, обычно являются

сложными комплексными территориальными единицами, объединяющими относительно автономные фитоценозы, фрагменты фитоценозов и синузии.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. 1962. О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Б. Ляховском. В кн.: Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.; Л. — 1970. Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в арктической Якутии. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир.

Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. 1978. Отв. ред. Б. Н. Норин. Л.

Афонина О. М. 1978. Флора листостебельных мхов. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.

Белорусова Ж. М. 1978. Геология и геоморфология. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.

Богдановская-Гиенэф И. Д. 1938. Природные условия и оленьи пастбища острова Колгуева. Тр. Инст. полярн. землед. животновод., сер. оленевод., 2.

Боч М. С., В. И. Василевич, И. В. Игнатенко. 1970. Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. Экология, 5.

Варгина Н. Е. 1978. Флора сосудистых растений. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.

Жукова А. Л. 1978. Флора печеночных мхов. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.

Катенин А. Е. 1972. Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л.

Мартин Ю. Л., Т. Х. Пийн. 1978. Флора напочвенных лишайников. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.

Матвеева Н. В. 1970. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении р. Пясины (Зап. Таймыр). Автореф. канд. дис. Л. — 1978. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л.

Матвеева Н. В., Т. Г. Полозова, Л. С. Благодатских, Е. В. Дорогостайская. 1973. Краткий очерк растительности Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2. Л.

Норин Б. Н. 1970. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. Бот. ж., 55, 2. — 1979а. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л. — 1979б. Значение некоторых идей Б. Н. Городкова в исследованиях лесотундровых редколесий (к 90-летию со дня рождения). Бот. ж., 64, 11. — 1980. Растительное сообщество как система. Бот. ж., 65, 4.

Самбук Ф. В. 1931. Методика маршрутных исследований тундровых пастбищ. Тр. Полярн. комис. АН СССР, 6.

Сочава В. Б. 1979. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск.

Сочава В. Б., Б. Н. Городков. 1956. Арктические пустыни и тундры. В кн.: Растительный покров СССР. (Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР, М. 1 : 4 000 000»). М.; Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 IV 1980.

SUMMARY

At present the spacial-morphological conception of the plant community is dominating in the studies in vegetational cover of the Extreme North. An analysis of the coenotic relations of plants and their communities carried out in the nanopolygonal frost-cracking spotted tundras, the larch open woodlands, and low center ice-wedge polygons proves that they are complex phytochorological units — the complexes of the phytocoenoses, the complexes of the fragments of the phytocoenoses and of the autonomous synusiae.

УДК 582.35 : 581.553

Н. В. Матвеева

ДВЕ ПОЕЗДКИ НА ОСТРОВ БОЛЬШОЙ БЕГИЧЕВ (КРАТКИЙ ОЧЕРК ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ)

N. V. MATVEYEVA. TWO TRIPS TO THE BIG BEGICHEV ISLAND (A BRIEF OUTLINE OF THE FLORA AND VEGETATION)

Дается краткое описание растительности о. Б. Бегичев, расположенного в море Лаптевых у восточного побережья п-ова Таймыр. Приводится список сосудистых растений с условной оценкой их обилия и встречаемости на северном и южном берегах острова, насчитывающий 136 видов. Определяется зональное положение острова, а также его место в системах ботанико-географического и геоботанического районирования.

Остров Б. Бегичев расположен в море Лаптевых у восточного побережья Таймыра, закрывая вход в Хатангский залив, примерно на 74° с. ш. Остров сложен в основном песками нижнего и верхнего мела, частично перекрытыми четвертичными отложениями. На севере острова пески выходят на дневную поверхность. Остров расположен в районе сплошного распространения вечной мерзлоты, глубина сезонного оттаивания на водоразделах 50—60 см. Геоморфологически остров делится на 4 основных типа поверхности.

I. Первичноаккумулятивные равнины с отметками высот 8—10 м над ур. м., сильно обводненные, с обилием озер, меандрирующих рек, полигонально-валиковых болот.

II. Зрелые аккумулятивные равнины с отметками высот 10—60 м над ур. м., с более сильным уклоном в сторону моря (3—4°), с глубоко врезанными и спрямленными руслами рек, крупными массивами байджарахов.

III. Аккумулятивно-денудационные поверхности (предгорья) с V-образной формой долин рек, многочисленными цокольными выходами.

IV. Денудационные обрывы с наиболее высокими участками гор до 180 м, возвышенностями типа куэсты: с крутыми резкими подъемами с одной стороны (обычно северной) и пологими склонами с другой.

«. . .Про этот остров держалась среди туземцев легенда, что попасть на него никак нельзя и что живут там шайтаны. . .», — так пишет П. М. Устимович (1932) в своей статье, посвященной открытию о. Б. Бегичев, составленной по дневникам Н. А. Бегичева, известного русского землепроходца Севера, в честь которого и назван остров. И хотя теперь благодаря авиации и морскому флоту попасть на остров намного легче, чем в старые времена, в ботаническом отношении он оставался «белым пятном». В августе 1972 г., а затем и в 1973 г. автору и лихенологу Тартуского университета Т. Х. Пийн [1] удалось посетить остров. Оба раза мы смогли попасть на остров, работать там и затем уехать с него благодаря помощи и содействию сотрудников ленинградского объединения Севморгео и экипажам судов Гидрографической базы, находящейся в пос. Хатанга. К сожалению, время пребывания на острове было огра-

[1] В настоящее время работает в Таллинском ботаническом саду АН ЭССР.

ничено 8 днями в 1972 г. (19—26 VIII) и 19 днями в 1973 г. (19 VIII—6 IX). В первый год мы работали на южном берегу, во второй — на северном, а также пересекли остров с севера на юг на вездеходе. Поэтому, естественно, наши материалы по флоре и растительности не являются исчерпывающими.

Хотя мы были первыми ботаниками, ступившими на землю о. Б. Бегичев, ботанические коллекции на нем собирались и раньше. Первая коллекция растений была собрана еще в 1906 г., когда остров был открыт. При переправе через пролив она была утрачена (Устимович, 1932). Сохранилась небольшая коллекция, собранная Н. А. Бегичевым в 1911 г. (она находится в Гербарии Ботанического института АН СССР).

В 50-х годах на северном берегу острова собирал гербарий геолог Е. Г. Юдовный. Коллекция была любезно передана им в Ботанический институт АН СССР и определена Б. А. Юрцевым; она насчитывала 60 гербарных листов и включала 55 видов.

Южный берег. Наш лагерь на южном берегу острова располагался против бухты Нордвик на 112° в. д. у самого моря. Основные сборы флоры и описания растительности были сделаны на территории протяженностью 10 км вдоль берега моря и 10—15 км в глубину острова.

Южная часть острова — это плоская равнина с отметками высот 10—60 м над ур. м. (II тип поверхности). Мощность подстилающих пород, в основном песков, — 12—14 м, они перекрыты тонким слоем (50—60 см) четвертичных отложений. Иногда пески выходят на дневную поверхность в виде небольших участков. Равнина расчленена многочисленными речками и ручьями. Врез долин неглубокий, склоны их пологие. Густую дендритную сеть образуют распадки, возникающие в результате пятящейся эрозии при вытаивании жильных льдов. По дну распадков текут временные водотоки, питающиеся талыми водами. Берега распадков более крутые, чем берега рек: под северными склонами часто образуются снежники, которые стаивают лишь в августе. На наличие ископаемых полигонально-жильных льдов указывает развитие байджарахов, массивы которых занимают большие площади на склонах долин рек и ручьев, а также вдоль берега моря. Своеобразный элемент ландшафта — так называемые цирки — полукруглые расширенные заболоченные долины, играющие роль водосборных воронок в верховьях распадков, по склонам которых располагаются байджарахи. Берег моря имеет ячеистую конфигурацию. Выступающие части сложены твердыми песчаниками с отвесными стенками, высота обрывов 3—5 м. В результате выветривания песчаников эти выходы часто имеют причудливую форму (рис. 1, 2). Склоны вогнутых участков берега заняты высокими конусовидными байджарахами (рис. 2). В результате эрозии часть берега может сползти вниз по склону и тогда обнажается многометровая толща ископаемых льдов (рис. 3). На таких термоабразионных обрывах хорошо видно, что толщина почвы всего 50—60 см. Таяние льда приводит к развитию оползня, который постепенно расширяется и захватывает все бóльшую площадь. Ширина песчаных пляжей — 10—15 м, растительность на них отсутствует.

Одна из первых особенностей растительного покрова, которую фиксирует взгляд геоботаника на водоразделах южного берега острова, — его сомкнутость за счет развития мощной моховой дернины. Она слагается обычными для тундр мхами *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*. В травяном ярусе господствуют *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *E. scheuchzeri*. Кустарники представлены лишь *Salix reptans*, высота которого не более 30 см. Довольно обильны кустарнички *Dryas punctata*, *Salix polaris*, *S. arctica*. Реже и более локально встречается *Cassiope tetragona*. Виды разнотравья малообильны в сообществах на водоразделах, небогат и их состав, это *Polygonum viviparum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Ranunculus sulphureus*, *Cardamine bellidifolia*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. folio-*

losa, *Pedicularis sudetica* и др. Лишайников также мало, чаще других встречаются *Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l., *Dactylina arctica*, *Ochrolechia frigida*, *Peltigera aphthosa*, *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis*. В результате термокарста (протаивания жильных льдов) грунт на водоразделах местами проседает, образуются заболоченные мочажины. Поэтому, несмотря на общую монотонность растительного покрова водоразделов, он неоднороден. Пониженные участки обычно в виде извилистых ложбин 2—6 м шириной, в той или иной степени заболоченные, а иногда и обводненные, занимающие примерно 40% площади, заняты пушицево-моховыми или пушицево-дюпонциево-моховыми сообществами с доминированием *Drepanocladus* sp. sp., *Eriophorum scheuchzeri*, *E. angustifolium*, *Dupontia fisheri*, *Carex stans*. В небольшом количестве, но постоянно в этих сообществах встречаются *Caltha arctica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Pedicularis sudetica*, *Hierochloë pauciflora*, *Stellaria ciliatosepala*, *Saxifraga foliolosa*, *S. cernua*. Более сухие повышенные участки заняты ивово-травяно-моховыми сообществами. Здесь развит нанорельеф, поэтому растительный покров неоднороден. Мхи сплошь покрывают почву, доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Polytrichum alpestre*, *Dicranum elongatum*, *Ptilidium ciliare*. Травяной ярус слагается в основном *Eriophorum angustifolium* и *E. vaginatum*; кочки последней часто служат основой для формирования мелкобугоркового рельефа. Обильны также *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Salix polaris*. *Salix reptans* образует верхний разреженный ярус. Заметно участие лишайников (15—20%), особенно таких видов, как *Cetraria cucullata*, *Ochrolechia gyalectina*, *Dactylina arctica*, *Peltigera aphthosa*, *Cladonia gracilis*.

Такие сочетания ивово-осоково-пушицево-моховых фрагментов на повышенных сухих участках с пушицево-дюпонциево-моховыми в пониженных заболоченных занимают большие пространства на равнинных территориях южной части острова. Заметная заболоченность определяет значительное участие пушиц и влаголюбивых осок в сложении растительного покрова.

Еще более заболочена равнина в отдалении на 10—15 км от берега. Для этой части острова типично сочетание многочисленных мелких озер термокарстового происхождения и заболоченных тундр между ними, в основном кочкарников из *Eriophorum vaginatum* и переувлажненных ложбин с *E. angustifolium* и *Carex stans*. Окраины озер зарастают *Arctophila fulva*. Полигональных болот на юге острова нет.

Изредка среди низкой равнины встречаются небольшие слегка повышенные дренированные участки, занятые лишайниково-кустарничковыми тундрами с *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*, *Salix polaris*, *Carex misandra* и обилием накипных лишайников из родов *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Toninia*, а также *Cetraria cucullata*. Эти сообщества формируются не на суглинках, а на песках, которые здесь выходят на дневную поверхность. В тех случаях, когда последние слегка закарбоначены, в таких тундрах появляются кальцефильные виды: *Carex rupestris*, *Cetraria tilesii*, *Fulgensia bracteata*.

Монотонная картина плоских равнинных участков с заболоченными тундрами, которые даже в разгар лета имеют серо-зеленый аспект (за исключением пушицевых ложбин, которые хорошо выделяются благодаря белым головкам плодоносящей пушицы), нарушается массивами бугров-байджарахов, которые в южной части острова занимают большие пространства и являются своеобразнейшей и наиболее впечатляющей особенностью ландшафта.

Байджарахи — это якутское название бугров-останцов из мерзлого грунта, возникающих при вытаивании (термокарсте) ископаемых полигонально-жильных льдов. Массивы байджарахов (бугры и разделяющие их ложбины) приурочены к пологим склонам широких долин (рис. 4). Бугры располагаются регулярно, рядами. Они невысокие, не более 1 м, по форме — округло-четырехугольные, плосковершинные

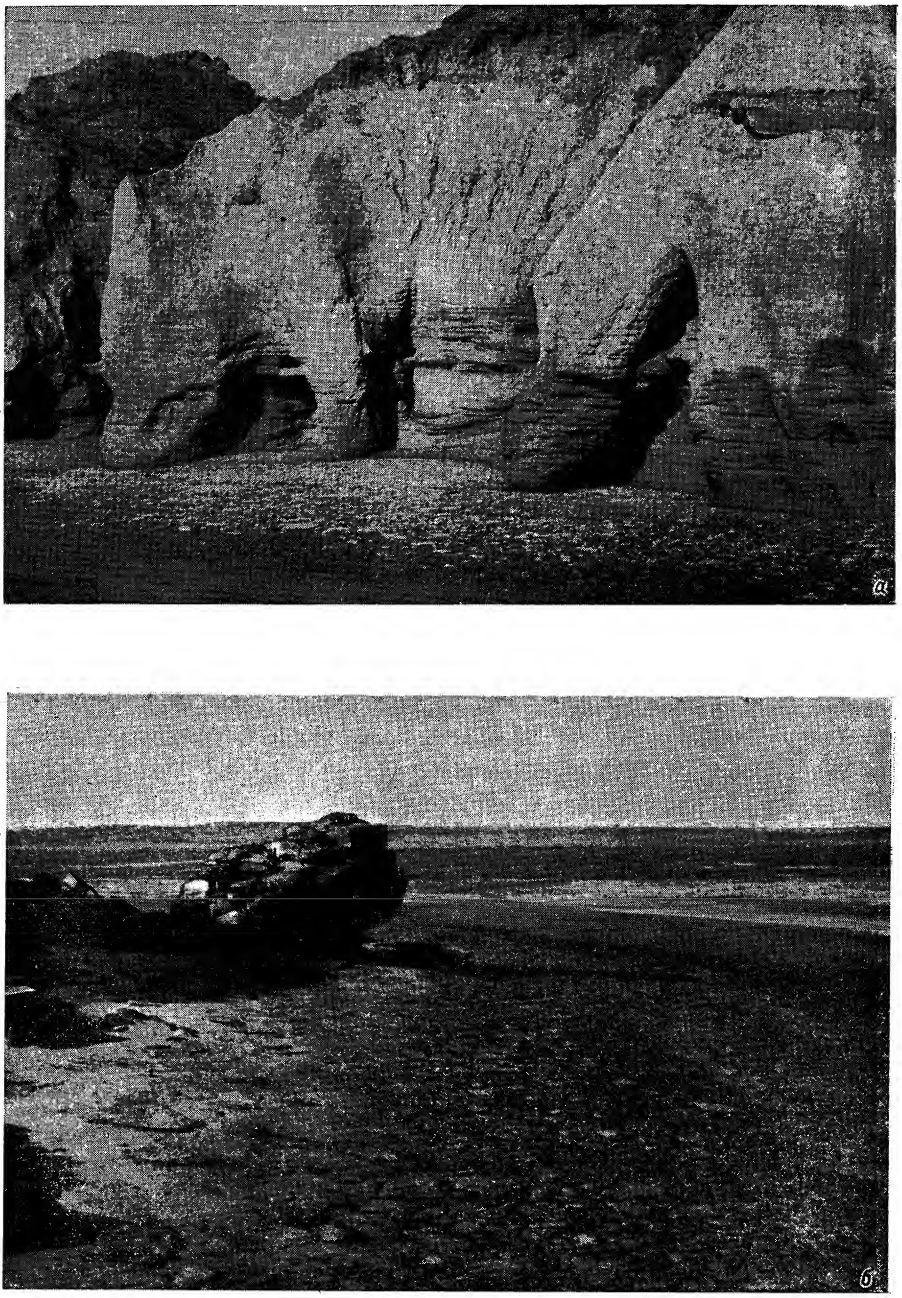


Рис. 1. Формы (*а*, *б*) выветривания песчаников вдоль берега моря.

(рис. 5). Их поверхность разбита мелкими трещинами на полигоны примерно 0.5 м в поперечнике, в центре которых растительность отсутствует. Диаметр бугров 7—10, ширина разделяющих их ложбин — 3—4 м. На буграх развиты разнотравно-кустарничковые сообщества, в которых доминируют *Salix arctica*, *Dryas punctata*, *Poa alpigena*, *Astragalus umbellatus*, *Lloydia serotina*, *Saxifraga oppositifolia*. Довольно обильны также лишайники, которые поселяются по периферии пятен голого грунта. Толстые (1—1.5 см в диаметре) стебли и корни *Salix arctica* часто располагаются на пятне голого грунта, причем заметно, что они сильно натянуты, что указывает на активные процессы выпи-

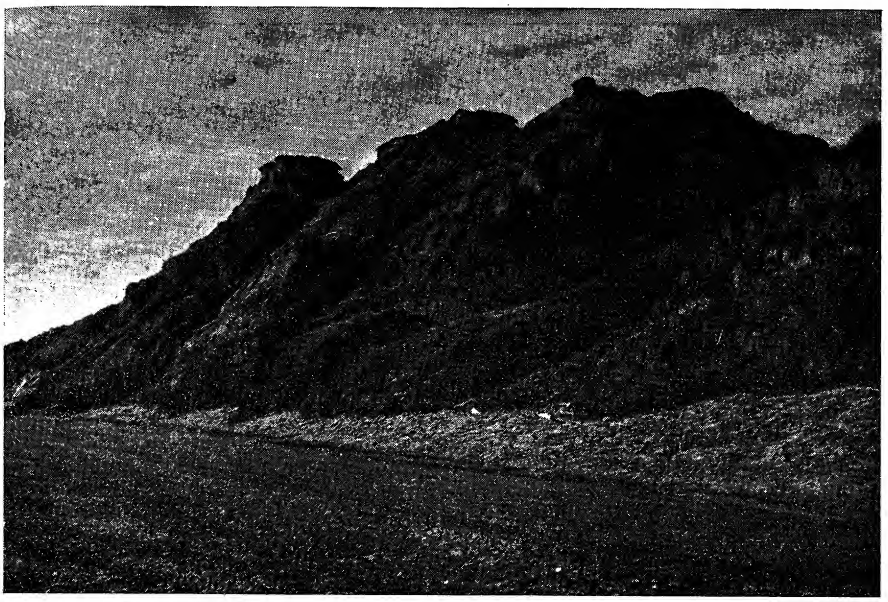


Рис. 2. Конусовидные байджарахи вдоль берега моря.



Рис. 3. Термоабразионный обрыв с ископаемым льдом.

рания грунта. Ложбины, разделяющие бугры, различаются по растительности. Ложбины низкого уровня сильно переувлажнены, заняты пушицево-моховыми сообществами с доминированием *Eriophorum scheuchzeri*, *Deschampsia glauca*, *Drepanocladus revolvens*. Эти сообщества однородны по сложению и бедны по составу. Все виды, кроме доминантов, встречаются единично: *Eriophorum angustifolium*, *E. medium*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Polygonum viviparum*, *Salix polaris*. Ложбины высокого уровня сухие, имеют растительность, сходную по составу с растительностью бугров, но в ней несколько меняется соотно-

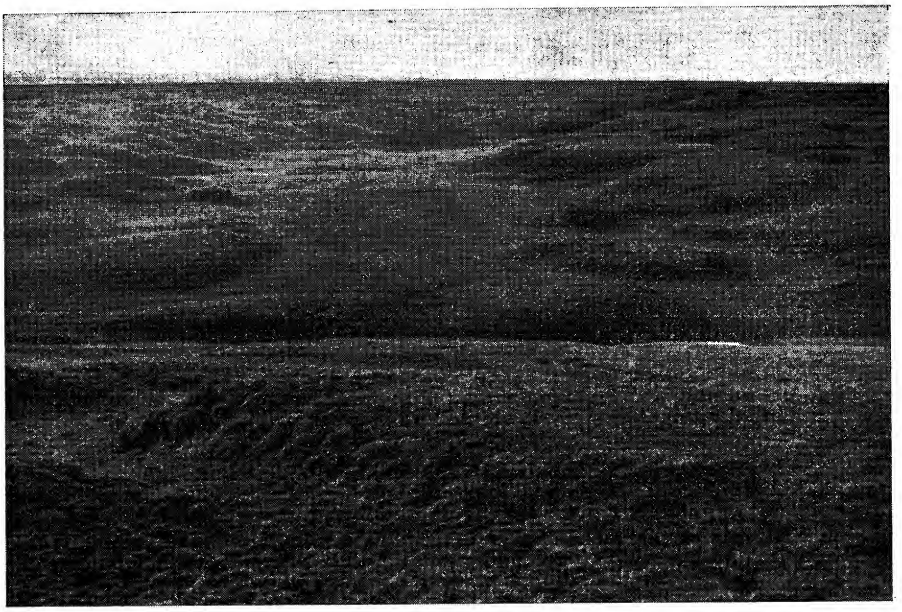


Рис. 4. Массивы байджарахов на склонах в долине ручья.



Рис. 5. Массив байджарахов с буграми тундрового типа.

шение цветковых растений, мхов и лишайников. Если на буграх мхов почти нет, то в ложбинах их покрытие составляет около 30%, в основном это *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*. Пятна голого грунта в ложбинах отсутствуют, растительный покров сплошной. Доминанты кустарничкового яруса — *Salix arctica* и *Dryas punctata*.

Хотя байджарахи неизменно привлекают внимание всех исследователей, которым довелось их увидеть, до недавнего времени об их растительности имелись лишь отрывочные сведения (Тихомиров, 1938, 1958; Городков, 1956; Дорогостайская, 1959; Александрова, 1963).

В результате исследований О. И. Суминой (1975, 1976, 1977) на о. Котельном, специально посвященных изучению растительного покрова байджарахов, эти сведения теперь систематизированы и автором разработана типология растительного покрова байджарахов. По этой типологии описанные выше массивы байджарахов относятся к типу массивов с тундровыми буграми группы типов зачаточных слабодифференцированных массивов (Сумина, 1977).

Иной характер растительности имеют массивы байджарахов, простирающихся вдоль берега моря. Бугры, расположенные в 2—3 ряда на склоне к морю, имеют конусовидную форму, их высота 3—4 м. Вершина бугров в результате эрозии и сползания грунта оголена, а склоны покрыты разнотравьем и в разагр цветения представляют красочные ковры. Основные виды, создающие яркий разноцветный аспект, — *Pedicularis verticillata*, *Cerastium maximum*, *Myosotis asiatica*, *Lloydia serotina*, *Erigeron eriocephalus*. Это тип массива с луговинными буграми группы типов развитых дифференцированных массивов. Такая же растительность характерна и для байджарахов, которые располагаются на склонах полукруглых расширенных долин (цирков).

Днище таких долин покрыто зарослями *Dupontia fisheri*, *Carex stans*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. angustifolium* и влаголюбивого разнотравья *Saxifraga hirculus*, *Pedicularis sudetica*, *Ranunculus sulphureus*, *Cardamine pratensis*, *Saxifraga cernua*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lagotis minor*, — всего около 25 видов. Пологие склоны, где нет байджарахов, покрыты красочными в разгар цветения разнотравными лужайками из *Oxyria digyna*, *Salix arctica*, *S. polaris*, *Myosotis asiatica*, *Polygonum viviparum*, *Senecio resedifolius*, *Lloydia serotina*, *Dryas punctata*, *Gastrolychnis affinis*, *Pedicularis verticillata*, *Parrya nudicaulis* (всего около 40 видов).

В глубоких узких овражного типа долинах небольших распадков формируется серия нивальных группировок. Склоны таких долин довольно круты, изрезаны боковыми ложбинами. Под действием талых вод переувлажненный грунт сползает по склону, в результате чего в растительном покрове образуются разрывы. Растительность меняется как вдоль, так и поперек склона. Выделять сообщества и проводить между ними границы довольно сложно. Два соседних выпуклых гребня могут заметно отличаться аспектирующими видами: это или *Cerastium maximum*, или *Myosotis asiatica*, или *Astragalus umbellatus*, но общий состав при этом остается довольно сходным, меняется лишь обилие видов. На площади примерно 100 м^2 мы отметили около 60 видов. Наиболее обильны *Oxyria digyna*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula nivalis*, *Saxifraga hirculus*, *S. cernua*, *S. punctata*, *S. hieracifolia*, *Lloydia serotina*, *Poa alpigena*, *Myosotis asiatica*, *Lagotis minor*, *Parrya nudicaulis*. Мхов здесь очень мало и они не образуют дернины. Лишайники же, напротив, местами обильны, особенно на перегибах склонов, это *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Stereocaulon alpinum*, *Dactylina arctica*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cornicularia divergens*, *Ochrolechia frigida*, *Parmelia omphalodes*. Днища таких распадков шириной не более 1—1.5 м покрыты зарослями *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*.

Песчаные пляжи у моря, как мы уже отмечали, лишены растительности. Но в устьях рек и ручьев образуются обширные илистые отмели. Они покрыты сплошным ковром *Puccinellia phryganodes*. На заиленных пологих склонах ручьев вблизи их устья прослеживается следующий ряд: у самого русла — заросли *Carex ursina*, далее *Puccinellia phryganodes*, затем полоса *Carex subspathacea* и *Stellaria humifusa*. Состав этих сообществ очень беден: кроме указанных видов, единично встречаются *Alopecurus alpinus*, *Dupontia fisheri*, *Arctophila fulva*, *Cochlearia arctica*. Широкие участки пойм более крупных рек покрыты зарослями *Eriophorum scheuchzeri* и *Dupontia fisheri*. Русла ручьев часто зарастают *Arctophila fulva*, нередко можно увидеть сплавину, образованную *Ranunculus gmelinii*.

Северный берег. На северном берегу острова наш лагерь был расположен в 7 км от устья р. Михайловки. В ее бассейне и проводились основные гербарные сборы и описание растительности на территории радиусом примерно 7—10 км. Дважды удалось проехать в глубь острова и ознакомиться с растительностью возвышенности Киряка.

В северной части острова сочетаются два типа поверхности — первичноаккумулятивные и зрелые аккумулятивные равнины. Для первых характерны полигонально-валиковые болота, большое число мелких озер. Для вторых — сочетание пологих увалов, холмов с неглубокими ложбинами стока, переходящими постепенно в долины небольших ручьев. Самая типичная черта ландшафта этой части острова — выходы развеваемых или слабозакрепленных песков. Вдоль берега моря образуются дюны. По направлению в глубь острова на 10—15 км выходы песков очень характерны для склонов долин ручьев, и особенно в их верховьях. Под действием постоянных ветров в результате перевевания песка образуется слабохолмистый рельеф.

Растительность на таких участках крайне разрежена, сплошной дернины не образуется даже на небольших пространствах. Эти псаммофитные разреженные группировки слагаются обычными тундровыми видами. Наиболее обильны *Poa arctica*, *P. alpigena* var. *colpodea*, *Festuca cryophila*, *Deschampsia glauca*, *Alopecurus alpinus*, *Papaver pulvinatum*, *Myosotis asiatica*, *Oxyria digyna*, *Lagotis minor*, *Artemisia borealis*, *A. lagopus* ssp. *triniana*, остальные встречаются единично: *Cerastium beeringianum* ssp. *bialynickii*, *Pedicularis oederi*, *Ranunculus sulphureus*, *Potentilla hyparctica*, *Saxifraga caespitosa*, *Eritrichium villosum*, *Polygonum viviparum*, *Pachypleurum alpinum*. Всего на песках нами отмечено 27 видов.

Закрепление песков идет крайне медленно. Одной из пионерных группировок можно, вероятно, считать злаково-ивовую с общим покрытием не более 30%, где доминируют *Salix reptans* и *S. nummularia* и довольно обильны *Deschampsia glauca* и *Alopecurus alpinus*. Остальные виды, всего около 20, встречаются единично, чаще других — *Dryas punctata*, *Luzula confusa*, *Lagotis minor*, *Oxytropis nigrescens*, *Papaver pulvinatum*, *Novosieversia glacialis*. Изредка попадаются мелкие скопления мха *Polytrichum alpestre*.

На следующей стадии закрепления песков наиболее активны накипные лишайники, печеночные мхи и кустарнички. В зависимости от стадии развития, положения в сукцессионном ряду в таких сообществах доминируют то одни, то другие группы видов, но интересно то, что физиономически они остаются очень похожими друг на друга. Именно такие сообщества занимают все водораздельные увалы и определяют лицо местности северной части острова. Поверхность почвы разбита узкими (2—3 см) и неглубокими (2—3 см) трещинами на небольшие полигоны с поперечником 25—30 см. Их плоская поверхность сплошь затянута тонкой растительной «пленкой», состоящей из смеси различных видов, в основном печеночных мхов и накипных лишайников. Цветковые растения не приурочены к трещинам, как это обычно бывает в трещиноватых полигональных тундрах, а спорадически рассеяны по всей площади. Их стебли и листья прижаты к поверхности почвы или погружены в тонкую дернину, ярусность не выражена. Из-за накипных лишайников и печеночных мхов эти сообщества имеют серо-коричневый аспект, и при общем обозрении местности легко проследить их границы, так как они четко отделяются от ярко-зеленых ложбин стока с зарослями пушиц и осок. Мы описали несколько вариантов таких сообществ, составляющих сукцессионный ряд, в начале которого стоит псаммофитная растительность незакрепленных песков, о которой речь шла выше.

На одной из ранних стадий этого ряда доминируют накипные лишайники и мхи, а цветковые встречаются единично. Почва затянута корочкой накипных лишайников черного цвета примерно на 60%. Листоватые и кустистые лишайники также довольно обильны, особенно *Asahinea chrysantha*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*,

Cetraria cucullata, *C. islandica* s. l., *C. delisei*, *C. tilesii*. Всего здесь отмечено около 40 видов лишайников. Отдельными вкраплениями разбросаны мелкие скопления мхов *Rhacomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Aulacomnium turgidum*, *Bartramia* sp. Из цветковых наиболее характерны *Carex misandra*, *Luzula nivalis*, *Deschampsia glauca*, *Salix polaris*. Всего отмечено около 15 видов, но большинство из них встречается единично.

На более поздних стадиях зарастания роль их возрастает, особенно кустарничков *Dryas punctata*, *Salix nummularia*, *Cassiope tetragona*, которые образуют плотную прижатую к земле шпалеру и занимают до 40% площади. Небольшие дерновинки *Deschampsia glauca*, *Hierochloë alpina*, *Novosieversia glacialis*, *Luzula confusa*, *Carex misandra* рассеяны между кустарничками. Поверхность почвы между шпалерами кустарничков затянута корочкой печеночных мхов *Gymnomitrion corallioides* и *Anthelia juratzkana*[2] и накипных лишайников. По составу и распределению остальных мхов и лишайников эта стадия сходна с предыдущей.

На следующей стадии накипные лишайники и мхи уступают свои позиции цветковым растениям, из которых начинает заметно преобладать *Salix nummularia*, хотя *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona* и *Novosieversia glacialis* еще довольно обильны. Общий состав цветковых становится богаче — около 30 видов, а мхов и лишайников — обедняется.

Растительный покров всех этих сообществ очень маломощен. Если ко всем тундровым экосистемам применяется термин «хрупкость», то он особенно оправдан в отношении таких пионерных сообществ на песках. Любое механическое воздействие может вызвать необратимое повреждение растительной дернины, обнажение песка и дальнейшую эрозию.

Иногда среди описанных тундр появляются едва приметные по глубине западины размером в несколько квадратных метров. Они сплошь покрыты мощным слоем *Rhacomitrium lanuginosum* с незначительной примесью лишайников из родов *Cladonia* и *Cetraria*. В одной из таких западин мы нашли в заметном обилии *Cladonia alpestris*. Это одно из наиболее северных местонахождений данного вида.

Равнина расчленена густой дендритной сетью ручьев. В их верховьях на склонах увалов всегда прослеживаются неглубокие ложбины стока, в которых нет постоянного водотока, но грунт переувлажнен в течение всего лета. Для них характерны осоково-моховые сообщества. Моховой покров слагается *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum* sp. sp., *Aulacomnium turgidum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Sphagnum* sp. sp., *Tritomaria quinquedentata*, в верхнем ярусе доминирует *Carex stans*, а в наиболее влажных ложбинах большую примесь составляет *Dupontia fisheri*. Состав цветковых этих сообществ беден — всего 10—13 видов (*Salix polaris*, *S. reptans*, *Polygonum viviparum*, *Pedicularis sudetica*, *P. hirsuta*, *Caltha arctica*).

Ложбины стока постепенно переходят в ручьи, вдоль русел которых образуются густые чистые заросли *Dupontia fisheri* и *Arctophila fulva*.

Крутые склоны небольших ручьев, особенно в их верховьях, где долго лежит снег, покрыты мелким нивальным разнотравьем: *Ranunculus sabinii*, *R. pygmaeus*, *R. sulphureus*, *Saxifraga hyperborea*. Выпуклые дренированные участки склонов заняты лишайниково-кустарничковыми сообществами с доминированием *Cassiope tetragona*, *Cetraria cucullata*, *Alectoria nigricans*, *Thamnolia vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Solorina crocea*. Они редко занимают большие площади.

Низкие равнины с отметками высот 8—10 м над ур. м. заняты полигонально-валиковыми болотами. Полигоны неправильной формы, 7—10 м в поперечнике, имеют обычно вогнутую или плоскую поверхность. Часть их к концу лета пересыхает, в некоторых, напротив, образуются небольшие водоемы. Края полигонов приподняты в виде валиков шириной 1—2, в углах — до 4—5 м. Трещины, разделяющие полигоны, неглубокие

---

[2] Печеночные мхи по нашим сборам были определены А. Л. Жуковой; их список опубликован (Жукова, 1977).

и узкие. Иногда полигоны имеют выпуклую поверхность. Соотношение площадей, занимаемых различными элементами, следующее: вогнутые полигоны — 50, валики и плоско-выпуклые полигоны — 40, трещины — 10%. Центральные части вогнутых полигонов заняты осоково-моховыми сообществами. В моховом покрове доминируют *Calliergon sarmentosum* (30%), *Drepanocladus revolvens* (30%) *Oncophorus wahlenbergii*; в примеси — *Sphagnum* sp. sp., *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Polytrichum jensenii*. Травяной ярус гомогенен, относительно разрежен (30%), слагается *Carex stans* (20%) и *Dupontia fisheri* (10%), единично встречаются *Hierochloë pauciflora*, *Pedicularis sudetica*, *Saxifraga foliolosa*, *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum angustifolium*. На кочках мхов можно встретить *Cetraria islandica* s. l., *C. cucullata*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*. Если в центре полигона есть водоем, то по его краю в виде неширокой каймы образуются заросли *Carex stans*. В трещинах между полигонами доминируют мхи из родов *Calliergon* и *Drepanocladus*. На валиках и выпуклых полигонах, относительно сухих, а иногда и заметно пересыхающих с поверхности, формируются кустарничково-осоково-лишайниково-моховые сообщества. Сложение покрова мозаичное из-за грегаций и агрегаций различных мхов и лишайников. Покрытие мхов около 60%, преобладают *Dicranum* sp. sp., *Tritomaria quinquedentata*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Polytrichum alpestre*, *Aulacomnium turgidum*. Очень высоко для такого типа местообитания участие лишайников. Они имеют покрытие 40%, отмечено 27 видов, из которых наиболее обильны *Cetraria cucullata* (15%), *Cladina rangiferina* (15%), *C. arbuscula* ssp. *beringiana* (5%), *Nephroma arcticum* (5%), *Alectoria ochroleuca* (3%), *A. nigricans* (2%), *Cladonia uncialis* (1%), *C. amaurocraea* (1%), *Sphaerophorus globosus* (1%), *Stereocaulon alpinum* (1%), *Thamnolia vermicularis* (1%). В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Cassiope tetragona* (20%), *Carex stans* (15%), *Salix polaris* (15%), *Vaccinium vitis-idaea* (5%), остальные виды (всего около 15) встречаются единично.

Центральная часть острова занята возвышенностью Киряка с отметками высот 150—180 м над ур. м. Эта возвышенность — типа куэсты: в северной части она круто и резко (в виде сброса) поднимается над равниной сразу от 50 до 150 м над ур. м., а к югу снижается очень постепенно. Возвышенность имеет форму приподнятого плато с плоскими вершинами, прорезанного глубокими долинами многочисленных речек, которые образуют густую дендритную сеть. Здесь сочетаются III и IV типы поверхности, о которых мы упоминали ранее. Нам удалось лишь дважды побывать на возвышенности Киряка: в ее самой северной части непосредственно на месте сброса и углубиться на 5 км в глубь плато. Но даже при таком беглом знакомстве можно было сразу отметить существенные изменения в растительном покрове по сравнению с равнинными территориями: он становится более «арктическим» как по составу, так и по строению. Исчезает единственный кустарник *Salix reptans*, заметно возрастает роль *S. polaris*; осоки и пушицы замещаются ожиками (*Luzula confusa*, *L. nivalis*) и злаками (*Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Deschampsia glauca*, *Dupontia fisheri*); увеличивается обилие камнеломок, маков, крупок. Во всех сообществах пятна голого грунта занимают от 40 до 70%, участки со сплошным растительным покровом на водоразделах отсутствуют.

На плоских участках плато господствуют ожиково-ивово-моховые и злаково-моховые полигонально-пятнистые тундры. Поверхность почвы разбита в них на полигоны правильной 5—6-угольной формы 40—50 см в поперечнике. Растения поселяются по краю полигонов и заполняют трещины. Общее покрытие растительности не более 40%. Доминируют мхи (30%): *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*. Цветковые растения приурочены к краям полигонов. Доминируют *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Deschampsia glauca*. Всего в таких тундрах встречается 20—27 видов, наиболее обильны *Saxifraga oppositifolia*, *S. platysepala*, *S. serpyllifolia*, *S. caespitosa*, *Oxyria digyna*, *Minuartia macrocarpa*, *Parrya nudicaulis*, *Papaver pulvinatum*, *P. polare*.

Видовое разнообразие лишайников достаточно велико — около 30 видов, но обилие невысокое, чаще других встречаются *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l., *Dactylina arctica*, *Cornicularia divergens*. Пятна голого грунта сырые, на них отсутствует корочка накипных лишайников, нет мхов, поселяются лишь единичные цветковые растения: *Juncus biglumis*, *Cochlearia arctica*, *Minuartia rubella*, *Sagina intermedia*, *Saxifraga nivalis*.

На пологих северных склонах водоразделов с повышенным увлажнением также преобладают злаково-моховые полигонально-пятнистые тундры с сырыми пятнами, но покрытие мхов возрастает до 70%, несколько меняется и соотношение доминирующих видов, это — *Oncophorus wahlenbergii*, *Tomenthyphym nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Увеличивается также покрытие злаками. Состав и распределение остальных видов не меняются.

Совершенно иная растительность на южных склонах, где формируются разнотравно-ивовые сообщества. Хотя разбивка почвы на полигоны сохраняется, растительность не образует каймы по их периферии, а распределяется более равномерно. Общее покрытие возрастает до 90% (цветковые — 60, мхи — 25, лишайники — 5%). Доминирует *Salix polaris*, которая образует почти сплошной равномерный слой. Обильны виды разнотравья: *Lagotis minor*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. hirculus*, *S. punctata*, *S. caespitosa*, *S. cernua*, *Potentilla hyparctica*, *Ranunculus nivalis*, *Papaver polare*, *Draba alpina*, *D. macrocarpa*, *D. oblongata* — всего более 20 видов. Но они не создают густого травостоя, как в луговых сообществах. Мхи образуют тонкую маломощную дернину, в основном это *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Polytrichum alpinum*. Самый обильный из лишайников — *Cetraria delisei*. На пятнах голого грунта тонкую корочку образует *Gymnomitrion corallioides* вместе с накипными лишайниками из родов *Lecanora*, *Lecidea*, *Rinodina*.

Эти тундры как составом, так и строением напоминают сообщества подзоны арктических тундр на северо-востоке п-ова Таймыр в окрестностях бухты Марии Прончищевой (Матвеева, 1979).

На склонах долин речек и их притоков хорошо выражены массивы байджарахов луговинного типа. По составу растительных группировок они также ближе к растительности байджарахов бухты Марии Прончищевой, чем байджарахов того же типа южной равнинной части острова. Здесь доминируют *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Oxyria digyna*, *Luzula confusa*, *Salix polaris*.

В долинах ручьев, особенно в их расширенных частях, без выраженного русла формируются гомогенные по сложению и бедные по составу сообщества из *Dupontia fisheri*.

У места сброса, где возвышенность Киряка резко поднимается над равниной, склон хотя и крутой, но не обрывистый, а покатый (рис. 6), ориентирован на север, обдувается ветром, зимой лишен снега. Растительный покров здесь крайне разрежен. В отличие от привычных куртинных дриадовых группировок, столь характерных для таких щебнистых бесснежных местообитаний, мы встретили здесь камнеломковые группировки с *Saxifraga oppositifolia*, которая образует плотные прижатые к земле подушки. Растения имеют довольно толстый одревеснивший стебель, междоузлия укорочены, листья плотно прижаты друг к другу. Размер подушек — примерно 10—15 см в поперечнике. Растения редко разбросаны по щебнистому грунту, обычно приурочены к небольшим углублениям или трещинам, где имеется небольшое количество мелкозема. Под *S. oppositifolia* поселяются мхи: *Drepanocladus uncinatus*, *Ditrichum flexicaule*, *Dicranum* sp., *Tortella tortuosa* var. *arctica*, так что образуются своеобразные микрогруппировки. Между подушками *S. oppositifolia* единично разбросаны *Salix arctica*, *S. polaris*, *Poa abbreviata*, *Saxifraga hirculus*, *Myosotis asiatica*, *Novosieversia glacialis*, *Papaver polare* (всего около 20 видов). Из лишайников наиболее характерны *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Ochrolechia frigida*, *Alectoria ochroleuca*.



Рис. 6. Северный склон возвышенности Киряка.

На переднем плане куртинная группировка *Saxifraga oppositifolia* на щебнистом грунте.

Дриадовые куртинные тундры здесь также встречаются, но гораздо реже. Интересно, что и по составу, характеру размещения видов, проективному покрытию (около 20—25%), и по форме роста дриады такие группировки сходны с камнеломковыми. Это как бы два варианта, замещающие друг друга по доминанту. В дриадовых группировках лишь несколько обильнее лишайники: *Ochrolechia frigida*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Alectoria nigricans*, *Cornicularia divergens*.

В неглубоких западинках среди щебнистых участков с камнеломковыми и дриадовыми куртинными группировками образуются ярко-зеленые луговины из *Poa alpigena*, *P. arctica*, *Astragalus umbellatus*, *Saxifraga hirculus*.

Здесь же мы встретили небольшой по площади участок с разнотравно-дриадово-остролодочниковым сообществом. Участок имел очень красочный аспект и сильно контрастировал с почти безжизненной щебнистой поверхностью вокруг. Общее покрытие растений достигало 80%. Доминировал *Oxytropis nigrescens*, обильны были также *Dryas punctata*, *Salix polaris*, *Saxifraga hirculus*, *Luzula confusa*, всего было отмечено 19 видов, в том числе *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*, *S. nivalis*, *S. cernua*, *Cerastium beeringianum* ssp. *bialynickii*, *Minuartia macrocarpa*, *Eritrichium villosum*, *Androsace triflora*, *Lagotis minor*. Похожие сообщества мы описывали в бухте Марии Прончищевой (Матвеева, 1979).

На невысоких перевалах и седловинах, где экологические режимы менее суровы (зимой скапливается снег, летом достаточно влажная почва), характер растительного покрова меняется: возрастает участие мхов и появляются ивово-моховые и ивово-дриадово-моховые полигонально-пятнистые сообщества с трещинами, заполненными моховой дерниной из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Tomenthypnum nitens* и каймой из *Salix polaris*, *Dryas punctata*, *Saxifraga oppositifolia*, *Novosieversia glacialis*, *Luzula confusa* по краю полигонов.

На влажном мелкоземном грунте плоской части перевала мы встретили сообщество с доминированием *Juncus biglumis*. *J. biglumis* — типичный обитатель пятен голого грунта в сообществах всей тундровой зоны, но обычно он встречается в очень небольшом обилии. Здесь же он выступал в качестве доминирующего вида. На этом участке очень гладкая и влажная поверхность почвы разбита узкими (менее 1 см) трещинами на 5-угольные полигоны примерно 40 см в поперечнике. Растения размещены равномерно, независимо от трещиноватости грунта. Общее покрытие — 60% (цвет-

ковые — 30, мхи — 20, лишайники — 10%). Кроме *J. biglumis*, довольно обильны *Salix polaris*, *Carex misandra*, *Saxifraga oppositifolia*, *Novosieversia glacialis*, *Deschampsia glauca*; остальные виды единичны: *Oxyria digyna*, *Cerastium beeringianum* ssp. *bialynickii*, *Gastrolychnis apetala*, *Minuartia macrocarpa*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga foliolosa* и др. Лишайники представлены в основном накипными формами родов *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Lecidea* и *Solorina bispora*, мхи *Ditrichum flexicaule*, *Polytrichum alpestre*, *Oncophorus wahlenbergii*, *O. virens*, *Schistidium* sp., *Tortella tortuosa* var. *arctica*, *Pseudostereodon procerimum*.

Таковы лишь некоторые растительные сообщества, которые нам удалось описать на возвышенности Киряка. Они, естественно, не исчерпывают всего разнообразия растительности этой части острова. Хотя о ней до сих пор ничего не было известно, его предположительно относили к подзоне арктических тундр (Александрова, 1977; Юрцев и др., 1978). В соответствии с критериями, принятыми этими авторами, о. Б. Бегичев относится к южной полосе подзоны арктических тундр. На примере таймырских тундр нами был предложен несколько иной подход к зональному делению (Чернов, Матвеева, 1979). Исходя из принципов, изложенных в указанной работе, мы относим о. Б. Бегичев к северной полосе типичных тундр. В пользу этого, нам кажется, говорит то, что ведущую роль в сложении растительного покрова здесь играют гемиаркты, т. е. виды, экологический и ценотический оптимумы которых приходятся как раз на подзону типичных тундр. Это *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Salix reptans*. Настоящие эварkты, т. е. виды, наиболее характерные для подзоны арктических тундр (*Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula confusa*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. caespitosa*, *Papaver polare*, *Draba oblongata*, *D. subcapitata*, *Cochlearia arctica* и др.), имеют подчиненное значение в растительном покрове зональных сообществ. Они становятся активными лишь на возвышенности Киряка, но здесь мы имеем дело с проявлением высотной поясности. По геоботаническому районированию (Александрова, 1977) о. Б. Бегичев относится к Прихатангско-Анабарскому равнинному прибрежному округу Ямало-Гыданско-Таймырско-Анабарской подпровинции.

За время пребывания на острове мы собрали гербарий, насчитывающий 368 листов и включающий 136 видов. Ниже приводится список видов с условной оценкой их обилия и встречаемости в северной и южной частях острова. Семейства и роды располагаются по системе Энглера, порядок расположения видов и видовые названия даются в первой половине списка по «Арктической флоре СССР» (сем. *Equisetaceae* — *Cruciferae*, тт. I—VII), далее по «Флоре СССР» (сем. *Saxifragaceae* — *Compositae*).[3]

Приведенный список включает 136 [4] видов, принадлежащих к 24 семействам, 61 роду. Шесть ведущих семейств: *Gramineae* (20), *Cruciferae* (19), *Saxifragaceae* (14), *Caryophyllaceae* (13), *Cyperaceae* (11) и *Compositae* (11), включают 64.5% флоры. Наиболее многовидовые роды — *Saxifraga* (13), *Draba* (12), *Ranunculus* (7), *Carex* (6). Соотношение географических элементов во флоре о. Б. Бегичев следующее. Арктические и арктоальпийские виды вместе составляют 86% (соответственно 58.8 и 27.2%), гипоарктические — 10.3, бореальные — 3.7%. Долготные элементы распределяются так: наибольшая доля приходится на циркумполярные виды — 55.1%. Виды с азиатско-американским распространением составляют 30.2, в том числе сибирские — 19.9%. Видов, ареал которых заходит в Европу, — 14.7%. По флористическому районированию о. Б. Бегичев отнесен к Анабаро-Оленекской подпровинции Восточно-Сибирской провинции (Юрцев и др., 1978). Здесь встречается эндемик подпровинции — *Artemisia lagopus* ssp. *triniana*, проходит западная граница распространения *Polygonum bistorta*

---

[3] Пользуюсь случаем выразить свою искреннюю признательность В. В. Петровскому за помощь в определении гербария.

[4] В «Арктической флоре СССР» для о. Б. Бегичев ошибочно указаны *Stellaria peduncularis* Bunge, *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Tell., *Draba fladnizenzis* Wulf. Переопределение В. В. Петровским этих экземпляров из коллекции Н. А. Бегичева показало, что это соответственно *S. ciliatosepala*, *M. arctica*, *D. pseudopilosa*.

№ п/п	Наименование растений	Южный берег	Северный берег
	Equisetaceae		
1	*Equisetum arvense* L. ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+++	++
	Lycopodiaceae		
2	*Lycopodium selago* L. ssp. *arcticum* Tolm.	+	+
	Gramineae		
3	*Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult.	++	+++
4	*H. pauciflora* R. Br.	++++	+++
5	*Alopecurus alpinus* Smith	++++	+++
6	*Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb.	+++	+++
7	*A. arundinacea* (Trin.) Beal	++	++
8	*Calamagrostis holmii* Lange	++	+
9	*Deschampsia glauca* C. Hartm.	+	+++
10	*Trisetum spicatum* (L.) K. Richt.	+	++
11	*Poa arctica* R. Br.	++	++
12	*P. sublanata* Reverd.	+	—
13	*P. alpigena* (Blytt) Lindm. var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand.	++++	++++
14	*P. pseudoabbreviata* Roshev.	—	++
15	*Dupontia psilosantha* Rupr.	+	—
16	*D. fisheri* R. Br.	+++	++++
17	*Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.	+++	+++
18	*Phippsia algida* (Soland.) R. Br.	++	++
19	*Ph. concinna* (Th. Fries) Lindeb.	—	++
20	*Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr.	+++	—
21	*Festuca cryophila* V. Krecz. et Bobr.	++	++
22	*F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil.	++	+++
	Cyperaceae		
23	*Eriophorum angustifolium* L. β. *triste* Th. Fries	++++	++++
24	*E. russeolum* Fries	++	—
25	*E. medium* Anderss.	+++	+++
26	*E. scheuchzeri* Hoppe	++++	++++
27	*E. vaginatum* L.	+++	—
28	*Carex rupestris* All.	+	—
29	*C. ursina* Dew.	+++	—
30	*C. stans* Drej.	+++++	++++
31	*C. ensifolia* Turcz. ex V. Krecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz.	+++++	++++
32	*C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem.	+++	—
33	*C. misandra* R. Br.	++	++
	Juncaceae		
34	*Juncus biglumis* L.	+++	+++
35	*Luzula confusa* Lindeb.	++++	++++
36	*L. nivalis* (Laest.) Spreng.	++++	++++
	Liliaceae		
37	*Lloydia serotina* (L.) Reichenb.	+++	—
	Salicaceae		
38	*Salix polaris* Wahlenb.	+++++	+++++
39	*S. nummularia* Anderss.	—	++++
40	*S. arctica* Pall.	++++	+++
41	*S. reptans* Rupr.	+++++	++++
	Polygonaceae		
42	*Oxyria digyna* (L.) Hill	+++	+++
43	*Rumex acetosa* L. ssp. *lapponicus* Hiit.	++	—
44	*R. arcticus* Trautv.	—	+
45	*Polygonum viviparum* L.	+++	+++
46	*P. bistorta* L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	++	++

№ п/п	Наименование растений	Южный берег	Северный берег
	Caryophyllaceae		
47	*Stellaria edwardsii* R. Br.	++	—
48	*S. crassipes* Hult.	—	+
49	*S. ciliatosepala* Trautv.	+++	+++
50	*S. humifusa* Rottb.	+++	—
51	*Cerastium regelii* Ostenf.	++	++
52	*C. beeringianum* Cham. et Schlecht. ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	+++	++
53	*C. maximum* L.	++	—
54	*Sagina intermedia* Fenzl	+	++
55	*Minuartia rubella* (Wahlenb.) Hiern	++	++
56	*M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf.	—	++
57	*M. arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn.	+++	++
58	*Gastrolychnis affinis* (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozh.	++	—
59	*G. apetala* (L.) Tolm. et Kozh.	+++	+
	Ranunculaceae		
60	*Caltha arctica* R. Br. s. str.	++	++
61	*C. caespitosa* Schipcz.	+	+
62	*Ranunculus pallasii* Schlecht.	++	—
63	*R. gmelinii* DC.	++	—
64	*R. hyperboreus* Rottb. var. *hyperboreus*	+++	++
65	*R. pygmaeus* Wahlenb.	++	++
66	*R. nivalis* L.	+++	+++
67	*R. sulphureus* C. J. Phipps	+++	+++
68	*R. sabinii* R. Br.	++	++
	Papaveraceae		
69	*Papaver pulvinatum* Tolm.	+++	+++
70	*P. polare* (Tolm.) Perf.	+++	+++
71	*P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. ssp. *orientale* Tolm.	++	—
	Cruciferae		
72	*Eutrema edwardsii* R. Br.	++	++
73	*Braya purpurascens* (R. Br.) Bunge	+	—
74	*Cardamine bellidifolia* L.	++	+
75	*C. pratensis* L.	++	+
76	*Parrya nudicaulis* (L.) Regel	+++	+++
77	*Draba barbata* Pohle	—	+
78	*D. subcapitata* Simm.	—	++
79	*D. oblongata* R. Br.	—	++
80	*D. pauciflora* R. Br. ex DC.	—	+
81	*D. alpina* L.	++	++
82	*D. macrocarpa* Adams	++	++
83	*D. glacialis* Adams	++	—
84	*D. lactea* Adams	+	—
85	*D. pseudopilosa* Pohle	+	+
86	*D. cinerea* Adams	++	—
87	*D. parvisiliquosa* Tolm.	+	—
88	*D. groenlandica* Ekman	+	—
89	*Cochlearia arctica* Schlecht.	+++	+
90	*C. groenlandica* L.	+	
	Saxifragaceae		
91	*Saxifraga punctata* L.	+++	+++
92	*S. nivalis* L.	+++	++
93	*S. tenuis* (Wahlenb.) H. Smith	+	—
94	*S. hieracifolia* Waldst. et Kit.	+++	+++
95	*S. foliolosa* R. Br.	+++	+++
96	*S. hirculus* L.	+++	+
97	*S. platysepala* (Trautv.) Tolm.	+	+

Продолжение

№ п/п	Наименование растений	Южный берег	Северный берег
98	*S. cernua* L.	+++	++
99	*S. hyperborea* R. Br.	++	++
100	*S. caespitosa* L.	+++	+++
101	*S. spinulosa* Adams	—	+
102	*S. oppositifolia* L.	+++	+++
103	*S. serpyllifolia* Pursh	+	+
104	*Chrysosplenium alternifolium* L.	++	++
	Rosaceae		
105	*Potentilla pulchella* R. Br.	+++	+++
106	*P. hyparctica* Malte (*P. emarginata* Pursh non Desf.)	+++	—
107	*Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle	++++	++++
108	*Dryas punctata* Juz.	+++++	+++++
	Leguminosae		
109	*Astragalus umbellatus* Bunge	+++	+++
110	*Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch.	—	+++
	Umbelliferae		
111	*Pachypleurum alpinum* Ledeb.	—	+
	Ericaceae		
112	*Cassiope tetragona* (L.) D. Don	++++	++++
	Vacciniaceae		
113	*Vaccinium vitis-idaea* L. var. *minus* Lodd.	—	+++
	Primulaceae		
114	*Androsace bungeana* Schischk. et Bobr.	+	+
115	*A. triflora* Adams	+	+
	Polemoniaceae		
116	*Polemonium boreale* Adams	—	+
	Boraginaceae		
117	*Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg.	+++	+++
118	*Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge	++	++
	Scrophulariaceae		
119	*Lagotis minor* (Willd.) Standl.	+++	+++
120	*Pedicularis verticillata* L.	+++	—
121	*P. sudetica* Willd.	+++	++
122	*P. adamsii* Hult.	+	+
123	*P. hirsuta* L.	+++	++
124	*P. oederi* Vahl	++	++
	Valerianaceae		
125	*Valeriana capitata* Pall. ex Link	++	—
	Compositae		
126	*Erigeron eriocephalus* J. Vahl	++	—
127	*Artemisia borealis* Pall.	—	++
128	*A. lagopus* Fisch. ex Bess. ssp. *triniana* (Bess.) Korobkov	—	++
129	*Nardosmia frigida* (L.) Hook.	+	—
130	*N. gmelinii* Turcz. ex DC.	+	+
131	*Senecio resedifolius* Less.	++	—
132	*S. congestus* (R. Br.) DC.	—	+
133	*Saussurea tilesii* (Ledeb.) Ledeb.	++	++
134	*Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz.	—	+
135	*Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst.	+	—
136	*T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. s. l.	++	+

Примечание. +++++ — вид встречается очень часто, доминирует в зональных сообществах; ++++ — встречается часто, довольно обилен, иногда выступает в роли содоминанта; +++ — встречается часто, но в небольшом обилии, в локальных биотопах, обычно на небольшой площади, может быть обилен; ++ — встречается нечасто, в небольшом обилии; + — встречается очень редко, единично; — вид не встречен.

ssp. *ellipticum* (кодифференциальный восточный вид). Интересно отметить нахождение на острове *Draba groenlandica* — вида, для которого ранее самые западные границы распространения указывались в районе Медвежьих островов.

По богатству и составу флора о. Б. Бегичев не выделяется из обычных шельфовых флор бассейна Ледовитого океана. Краткость нашего пребывания на острове, а также и то, что работы проводились в основном в прибрежных частях, дают возможность предполагать, что флора острова может оказаться заметно богаче, в частности и по той причине, что центральная возвышенная часть острова слагается породами, содержащими карбонатные соединения.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. **1963.** Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского. В кн.: Новосибирские острова. Л. Морской транспорт. — **1977.** Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Комаровские чтения, XXIX. Л.

Городков Б. Н. **1956.** Растительность и почвы острова Котельного. В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 2. М.; Л., Наука.

Дорогостайская Е. В. **1959.** О сменах растительности в связи с термокарстом на севере Якутии. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 12.

Жукова А. Л. **1977.** К флоре печеночных мхов Арктики. Остров Большой Бегичев. Нов. сист. низш. раст., 14.

Матвеева Н. В. **1979.** Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., Наука.

Сумина О. И. **1975.** Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). Бот. ж., 60, 9. — **1976.** Особенности растительности бугров-байджарахов в связи с их географическим распространением. Бот. ж., 61, 5. — **1977.** Растительность массивов байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). Автореф. канд. дис. Л.

Тихомиров Б. А. **1938.** О растительности бугров-байджарахов на севере Якутии. Природа, 11—12. — **1958.** Некоторые вопросы динамики поверхностных образований Арктики в связи с генезисом бугров-байджарахов. В кн.: Вопросы физической географии. К 75-летию акад. А. А. Григорьева. М., Наука.

Устимович П. М. **1932.** Остров Бегичева, его открытие и описание (по дневникам Н. А. Бегичева). Тр. Полярн. комис., 11.

Чернов Ю. И., Н. В. Матвеева. **1979.** Закономерности распределения сообществ на Таймыре. В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., Наука.

Юрцев Б. А., А. И. Толмачев, О. В. Ребристая. **1978.** Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л. Наука.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XI 1979.

SUMMARY

Big Begichev Island is situated at 74° n. l. in Laptev Sea. The flora of vascular plants consists of 136 species, which belong to 24 families and 61 genera. The main families are *Gramineae* (20), *Cruciferae* (19), *Saxifragaceae* (14), *Caryophyllaceae* (13), *Cyperaceae* (11), *Compositae* (11). The arctic and arctic-alpine species total 86% (58.8 and 27.2% respectively), hypoarctic — 10.3%, boreal — 3.7%. There are 55.1% of circumpolar, 30.2% of American-Asiatic (including 19.8% of Siberian), and 14.7% of Eurasian species. The (main) dominating species at the plains in the southern part of the island are mosses (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*) and herbs (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*, *E. vaginatum*). There is only one shrub *Salix reptans*, no more than 30 cm high. The dwarf-shrubs *Dryas punctata*, *Salix polaris*, *S. arctica* are rather abundant, but *Cassiope tetragona* is relatively rare. There are willow-sedge-mossy stands at mean habitats and grass-mossy stands in wet environments. The large areas in the southern part of the island are occupied by bajdzarakhi massives. In the northern part of the island there are polygonal bogs in depressions and pioneer plant communities with scarce plants (*Poa arctica*, *Festuca cryophila*, *Deschampsia glauca*, *Alopecurus alpinus*, *Artemisia borealis*, *A. lagopus* ssp. *triniana*, etc.) at sandy soil. There can be traced a succession row from bare pues up to *Salix nummularia—Dryas punctata—Cassiope tetragona* stands. The central part of the island is occupied by Kirjaka Hills with *Luzula* sp. sp. — *Salix polaris*—mossy and grasses (*Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Deschampsia glauca*)— mossy polygonal tundras of the arctic type. There are *Saxifraga oppositifolia* and *Dryas punctata* fell-fields at the northern stony slopes of Kirjaka Hills.

УДК 581.9 (571.56)

В. Н. Андреев, В. И. Перфильева, С. Ф. Нахабцева

ФЛОРА ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОСЕЛКА САСКЫЛАХ НА РЕКЕ АНАБАР (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ ЯКУТИЯ)

V. N. ANDREEV, V. I. PERFILYEVA, S. F. NAKHABTZEVA. FLORA OF THE NEIGHBOURHOOD OF THE SETTLEMENT OF SASKYLAKH ON THE ANABAR RIVER (NORTH-WESTERN JAKUTIA)

Впервые для северо-западной Якутии приводится список видов конкретной флоры района пос. Саскылах, включающий 206 видов сосудистых растений, среди которых преобладают гипоарктические и гипоаркто-монтанные.

Обширная территория тундровой зоны Якутии, протянувшаяся полосой почти на 2 тыс. км, в ширину от 35 до 280 км, во флористическом отношении изучена весьма неравномерно. Современные исследования проводились на островах Котельном (Городков, 1956), Беннета (Толмачев, 1959), на горе Сокуйдах (Юрцев, 1959), на островах Большом Ляховском (Александрова, 1960), Муостах (Ребристая, 1966), в окрестностях бухты Тикси (Тихомиров и др., 1966), в окрестностях поселков Чокурдах и Полярный (Боч и Царева, 1974) и в низовьях р. Колымы («Сезонная и погодовая динамика. . .», 1978; Петровский, Королева, 1979).

Бассейн р. Анабар относится к числу районов, крайне слабо освещенных в флористическом отношении. До поездки в тундры бассейна р. Анабар (преимущественно по его притоку р. Юёле) в 1932 г. В. Б. Сочавы (1933а, б, 1934) этот район в ботаническом отношении оставался белым пятном. Нами во время экспедиции, проведенной Институтом биологии Якутского филиала СО АН СССР, по составлению обзорных геоботанической и почвенной карт в 1974 г. были детально исследованы окрестности пос. Саскылах. Радиально протянувшиеся от поселка маршруты протяженностью 4—6 км охватили площадь около 100 км^2, т. е. дали представление о конкретной флоре. Это первое описание конкретной флоры северо-западной Якутии.

Пос. Саскылах расположен на 72° с. ш. на коренном берегу р. Анабар. В геоморфологическом отношении район обследования относится к Анабаро-Ленской аккумулятивной равнине, по физико-географическому делению — к Анабаро-Ленской тундровой низменности, являющейся продолжением Пясино-Хатангской низменности («Якутия», 1965). У пос. Саскылах низменность сложена мезозойскими отложениями (мел) и расчленена на отдельные увалы до 50—70 м над ур. м. Вблизи поселка отмечаются выходы диабазов и траппов, возвышающиеся над общим уровнем местности. Долина р. Анабар у пос. Саскылах имеет ширину до 1 км. Разлив реки небольшой, подъем воды до 1—1.5 м, в июле она проходима вброд. Средняя температура воды в июле 12°; средняя месячная температура воздуха в июле 11.7, в декабре — —32.1°, средняя годовая — —14.0°. Продолжительность безморозного периода 51 день (первый заморозок 12 августа, последний — 21 июня). Сумма среднесуточных температур воздуха выше 10—479°; сумма осадков за год — 200, из них за теплый период выпадает 150 мм. Высота снежного покрова — 30 см («Справочник по климату СССР», 1966).

Почвенный покров в окрестностях пос. Саскылах слагается мерзлотными тундровыми глеевыми, мерзлотными тундровыми перегнойно-глеевыми, мерзлотными тундровыми перегнойно-торфянисто-глеевыми почвами на увалах и мерзлотными болотными почвами — в мезопонижениях. Почвы развиты на элювии мезозойских пород, имеют кислую реакцию и отличаются большой комплексностью (Тетерина, 1976), что связано с комплексной структурой растительных группировок.

Пос. Саскылах расположен на стыке южносубарктических тундр и предтундровых редколесий из лиственницы Каяндера. С юга к нему примыкают лесные массивы, тянущиеся полосой вдоль реки, к северу встречаются лишь небольшие участки тундровых редин с нижними ярусами, почти не отличимыми от соседних тундровых группировок. Преобладающим типом тундр является кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошная низкокустарниковая тундра с медальоновидным микрорельефом, покрывающая вершины и склоны увалов (Андреев и др., 1976). Участки между увалами заняты моховыми ерниками из *Betula exilis* с примесью *Salix pulchra*, *S. lanata*, *S. glauca* и трещиновато-полигональными болотами. На вершинах увалов иногда встречаются слабо задернованные щебнисто-мелкоземистые участки с *Dryas punctata*, *Saxifraga bronchialis*, *S. spinulosa*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *Pedicularis adamsii*, *Salix nummularia*, а по обрывам небольших ручьев — выходы песков с особым набором растений, из которых наиболее характерны для данных мест *Salix nummularia* и *Antennaria friesiana*. Надпойменная терраса р. Анабар занята полигонально-валиковыми болотами, местами с редкими лиственницами по валикам. В пойме распространены ивняки из *Salix alaxensis*, *S. lanata*, *S. glauca*, *S. boganidensis*, прерываемые понижениями с *Arctophila fulva*.

В приречной части с большими наносами песка, местами образующими высокий береговой вал, развиты чахлые, низкорослые, повреждаемые половодьем заросли *Salix alaxensis*, *S. lanata* и других растений, приспособленных к произрастанию на песчаных аллювиях; это: *Salix nummularia*, *Tanacetum bipinnatum*, *Rumex graminifolius*, *Armeria scabra*, *Festuca rubra*, *Bromopsis pumpelliana* ssp. *pumpelliana*. Особый состав видов имеют скальные выходы диабазов и траппов: только здесь собраны *Festuca lenensis*, *Woodsia glabella* и *Cystopteris fragilis*. На нижних частях скал растут ивы, ольховники с редкими лиственницами и богатым набором травянистых растений, некоторые из них, например *Poa sibirica*, *Erysimum pallasii*, не встречается в других местообитаниях. Рудеральный элемент флоры представлен *Descurainia sophioides*, *Rorippa palustris*, *Monolepis asiatica*, *Polygonum humifusum*, *Puccinellia hauptiana*, *P. borealis*, *P. fragilliflora*. Особую группу составляют виды, произрастающие по местам с нарушенным субстратом (колеи дорог, пятна выпучивания): *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis neglecta* ssp. *stricta*, *C. holmii*, *Poa alpigena*, *Festuca rubra*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Juncus castaneus*, *J. biglumis*, *Epilobium palustre*, *E. davuricum*, *Pinguicula villosa*, *Senecio arcticus*.

Ниже приводим список видов флоры окрестностей пос. Саскылах.

Woodsia glabella R. Br. Обнажения горных пород и щебнистые осыпи. Редко.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. Расщелины скал. Редко.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. Обнажения горных пород. Редко.

Equisetum arvense L. var. *boreale* (Bong.) Milde. Песчано-каменистые наносы в пойме.

E. fluviatile L. По краю заболоченной ложбины с зарослями арктофилы.

Larix cajanderi Mayr. Небольшими группами среди тундр, на залесенных склонах горных обнажений, на валиках полигонально-валиковых болот в долине р. Анабар.

Hierochloë pauciflora R. Br. Зеленомошные тощеберезковые тундры. Редко.

H. alpina (Sw.) Roem. et Schult. Обнажения горных пород.

Alopecurus alpinus Smith ssp. *borealis* (Trin.) Jurtz. Песчаные наносы в пойме.

Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb. Все типы тундр, ивняки, зарастающие дороги, полигонально-валиковые болота.

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. ssp. *stricta* (Timm) Tzvel. Окраины заболоченных ложбин и зарастающие дороги.

C. holmii Lange. Все типы тундр, трещиновато-полигональные болота, зарастающие дороги.

C. purpurascens R. Br. Обнажения горных пород, щебнистые осыпи. Редко.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. Зарастающие дороги. Редко.

Trisetum spicatum (L.) K. Richt. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые и дриадовые тундры, преимущественно на голых пятнах субстрата.

T. sibircum Rupr. Облесенные склоны.

Poa sibirica Roshev. Облесенные склоны.

P. alpigena (Blytt) Lindm. Зарастающие дороги, луговины.

P. alpigena (Blytt) Lindm. var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand. Песчаные наносы в пойме.

P. arctica R. Br. Все типы тундр, полигонально-валиковые болота.

P. glauca Vahl. Щебнистые осыпи, песчаная пойма, выходы песка на склонах увалов.

Dupontia fisheri R. Br. Песчаные наносы в пойме, полигонально-валиковые болота.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. Берега озер и проток, обводненные ложбины.

Puccinellia borealis Swall. ssp. *borealis*. Зарастающие дороги.

P. lenensis (Holmb.) Tzvel. Зарастающие дороги.

P. hauptiana V. Krecz. Рудеральные участки, зарастающие дороги.

Festuca rubra L. Песчаные наносы в пойме, щебнистые осыпи, зарастающие дороги.

F. rubra L. ssp. *arctica* (Hack.) Govor. Песчаные наносы, замоховелые луговины, зарастающие дороги.

F. brachyphylla Schult. et Schult. fil. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры, на валиках полигонально-валиковых болот.

F. lenensis Drob. Щебнистые осыпи, склоны скал.

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub ssp. *pumpelliana*. Прирусловой песчаный вал.

Elymus mutabilis (Drob.) Tzvel. Разнотравные луговины.

E. jacutensis (Drob.) Tzvel. Закустаренные распадки увалов.

E. fibrosus (Schrenk) Tzvel. ssp. *subfibrosus* (Tzvel.) Tzvel. Прирусловой песчаный вал.

E. sajanensis (Nevski) Tzvel. ssp. *villosus* (V. Vassil.) Tzvel. Лиственничное редколесье на надпойме.

E. macrourus (Turcz.) Tzvel. Песчаные наносы в пойме.

Eriophorum polystachyon L. (*E. angustifolium* Honck.). Полигонально-валиковые и трещиновато-полигональные болота, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

E. vaginatum L. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры с пушицей влагалищной.

E. scheuchzeri Hoppe. Песчано-каменистая пойма с проточным увлажнением, зарастающие дороги.

E. medium Anderss. На берегу озера.

Carex redowskiana C. A. Mey. Замоховелые луговины.

C. capitata L. Зарастающие дороги. Редко.

C. chordorrhiza Ehrh. В мочажинах полигонально-валиковых болот.

C. amblyorhyncha V. Krecz. Осоковые болота.

C. saxatilis L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela. Песчано-каменистая пойма с проточным увлажнением.

C. aquatilis Wahlenb. По берегам озер.

C. aquatilis Wahlenb. ssp. *stans* (Drej.) Hult. В мочажинах полигонально-валиковых болот и в различных вариантах зеленомошных тундр.

C. rigidioides Gorodk. На скалистых участках.

C. bigelowii Torr. ex Schwein. ssp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve. Зеленомошные ерниковые, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры, лиственничные редколесья.

C. vesicata Meinsh. Берега озер.

C. glacialis Mackenz. Щебнистые дриадовые тундры.

C. spaniocarpa Steud. По опушке пойменного ивняка. Редко.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith. В мочажинах полигонально-валиковых болот.

C. vaginata Tausch ssp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. Замоховелые луговины, изредка в кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошной низкокустарниковой тундре.

C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. Замоховелые луговины.

Juncus biglumis. L. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры (на пятнах голого субстрата), зарастающие дороги.

J. triglumis L. Полигонально-валиковые болота.

J. castaneus Smith. Берега озер, песчано-каменистая пойма, зарастающие дороги.

J. arcticus Willd. Песчано-каменистая пойма с проточным увлажнением.

Luzula confusa Lindeb. По валикам полигонально-валиковых болот, на задернованных песчаных склонах.

L. multiflora (Retz.) Lej. Все типы тундр, лиственничные редколесья.

Tofieldia coccinea Richards. На пятнах голого субстрата в кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошных низкокустарниковых тундрах.

Allium schoenoprasum L. Ольховые заросли у подножия скал. Редко.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. Ивово-ольховые заросли у подножия скал.

Salix lanata L. Полигонально-валиковые болота, пойменные ивняки, все варианты тундр.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. Песчано-каменистая пойма с проточным увлажнением.

S. hastata L. Пойменные ивняки, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

S. alaxensis Cov. Пойменные ивняки.

S. glauca L. Пойменные ивняки, кустарники по склонам скал, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые и ерниковые зеленомошные тундры.

S. udensis Trautv. et C. A. Mey. Пойменные ивняки.

S. pulchra Cham. Все типы тундр, закустаренные склоны скал, лиственничные редколесья.

S. boganidensis Trautv. Пойменные ивняки.

S. nummularia Anderss. Пойменные пески, слабо задернованные песчаные склоны, дриадовые тундры.

S. fuscescens Anderss. Трещиновато-полигональные болота, ерниковые зеленомошные и кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

S. reptans Rupr. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые и дриадовые тундры.

S. reticulata L. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры. Редко.

Betula exilis Sukacz. Все типы тундр и болот, лиственничные редколесья, заросли кустарников.

Alnus fruticosa Rupr. Ивово-ольховые заросли у подножья скал, на валиках полигонально-валиковых болот.

Rumex graminifolius Lamb. Прирусловый песчаный вал.

R. arcticus Trautv. По валикам полигонально-валиковых болот и в кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошных низкокустарниковых и ерниковых зеленомошных тундрах.

Polygonum humifusum Merk ex C. Koch. Рудеральные участки.

P. viviparum L. Заросли кустарников, их опушки.

P. bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky. Разнотравные луговины у подножья скал.

P. tripterocarpum A. Gray. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные тундры.

P. laxmannii Lepech. Ивово-ольховые заросли у подножия скал.

Monolepis asiatica Fisch. et C. A. Mey. Рудеральные участки.

Stellaria ciliatosepala Trautv. Пойменные ивняки, песчано-каменистая пойма с проточным увлажнением, склоны оврагов.

S. peduncularis Bunge. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Cerastium maximum L. Песчаные наносы в пойме.

C. jenisejense Hult. Песчаные наносы в пойме.

C. beeringianum Cham. et Schlecht. ssp. *beeringianum*. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf. Щебнистые осыпи, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

M. arctica (Stev. ex Ser.) Graebn. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. Лиственничные редколесья. Редко.

Silene repens Patrin. Задернованные склоны, у дорог.

Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozh. Пойменные ивняки.

G. angustifolia Rupr. ssp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozh. Расщелины скал, пойменные ивняки.

Dianthus repens Willd. Травяные лужайки среди ивняков в пойме. Редко.

Caltha palustris L. Обводненные мочажины полигонально-валиковых болот.

C. arctica R. Br. Заболоченные берега озер, полигонально-валиковые болота.

Trollius boreosibiricus Tolm. Ольхово-ивняковые заросли на берегу старичного озера.

Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp. Лиственничные редколесья на надпойме, склоны скал.

Anemone sylvestris L. Ивово-ольховые заросли у подножия скал.

Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz. Склоны скал с лиственнично-моховой рединой.

Ranunculus affinis R. Br. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

R. lapponicus L. Ольхово-ивняковые заросли на берегу старичного озера, по валикам полигонально-валиковых болот.

R. gmelinii DC. Берега зарастающих озер.

R. glabriusculus Rupr. Пойменные ивняки. Редко.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. Склоны скал.

P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky. Задернованные склоны скал.

Eutrema edwardsii R. Br. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz. По дорогам.

Erysimum pallasii (Pursh) Fern. На выходах коренных пород, на мелкощебнистых осыпях. Редко.

Rorippa palustris (L.) Bess. Зарастающие дороги.

Cardamine pratensis L. Ольхово-ивняковые заросли по берегу старичного озера.

Arabis hirsuta (L.) Scop. На щебнистых осыпях.

A. petraea (L.) Lam. ssp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm. Пойменные ивняки.

Parrya nudicaulis (L.) Regel. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Draba alpina L. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры. Редко.

D. fladnizensis Wulf. Выходы коренных пород, мелкощебнистые осыпи. Редко.

D. pseudopilosa Pohle. Осоково-моховые тундры с ерником и ивой. Редко.

D. cinerea Adams. Выходы коренных пород, щебнистые осыпи.

D. pauciflora R. Br. (*D. micropetala* auct.). Полигонально-валиковые болота (валики), кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры. Редко.

Saxifraga punctata L. ssp. *nelsoniana* (D. Don) Hult. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

S. foliolosa R. Br. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

S. redofskyi Adams. У дорог.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

S. bronchialis L. Закустаренные склоны, дриадовые тундры.

S. spinulosa Adams. Прирусловый песчаный вал, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

S. hirculus L. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые и ерниковые зеленомошные тундры.

S. cernua L. Каменистые склоны.

S. radiata Small (*S. exilis* Steph. ex Sternb. non Pall.). Замоховелые луговины.

Chrysosplenium alternifolium L. Берега ручьев.

Parnassia palustris L. Пойменные ивняки.

Ribes triste Pall. Каменистый берег р. Анабар.

Rubus chamaemorus L. Найдена один раз на торфяном бугре.

R. arcticus L. Прибрежные ивняки.

Comarum palustre L. В мочажинах полигонально-валиковых болот, берега озер.

Potentilla hyparctica Malte (*P. emarginata* Pursh). Щебнистые склоны.

P. arenosa (Turcz.) Juz. Склоны скал.

P. stipularis L. По галечникам и в расщелинах скал.

Dryas punctata Juz. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые и дриадовые тундры, лиственничные редколесья с ольхой.

Sanguisorba officinalis L. В расщелинах скал и разнотравных луговинах.

Rosa acicularis Lindl. Кустарники по берегу р. Анабар.

Astragalus umbellatus Bunge. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры, луговины.

A. frigidus (L.) A. Gray. Ольхово-ивняковые заросли на берегу старичного озера, полигонально-валиковые болота.

A. norvegicus Web. По валикам полигонально-валиковых болот. Редко.

A. alpinus L. Пойменные ивняки.

Oxytropis deflexa (Pall.) DC. Пойменные ивняки.

O. arctica R. Br. Собран один раз на опушке пойменного ивняка.

O. vassilczenkoi Jurtz. (*O. adamsiana* Vass.). Пойменные ивняки. Редко.

Hedysarum arcticum B. Fedtsch. По валикам полигонально-валиковых болот, ольхово-ивняковые заросли по берегу озера.

Vicia cracca L. Пойменные ивняки, в расщелинах скал. Редко.

Linum perenne L. Пойменные ивняки. Редко.

Empetrum nigrum L. s. l. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры и на выходах песка.

Epilobium palustre L. Трещиновато-полигональные болота, пятна голого грунта в кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошных низкокустарниковых тундрах.

E. davuricum Fisch. ex Hornem. Песчано-каменистая пойма с проточным увлажнением, на пятнах голого грунта в кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошных низкокустарниковых тундрах.

Hippuris lanceolata Retz. Берега озер.

Pachypleurum alpinum Ledeb. Пойменные ивняки, песчано-каменистая пойма с проточным увлажнением, на валиках полигонально-валиковых болот.

Pyrola grandiflora Radius. Склоны скал, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. Закустаренные склоны, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Cassiope tetragona (L.) D. Don. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Andromeda polifolia L. Заболоченный берег озера.

Arctous alpina (L.) Niedz. Валики полигонально-валиковых болот, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Vaccinium vitis-idaea L. Все типы тундр, закустаренные склоны.

V. uliginosum L. Все типы тундр, закустаренные склоны.

Androsace septentrionalis L. Закустаренный склон скалы. Редко.

Armeria scabra Pall. ex Schult. Песчаные наносы в пойме.

Gentiana tenella Rottb. Замоховелые луговины по склонам, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Menyanthes trifoliata L. Берег озера на надпойменной террасе.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. По валикам полигонально-валиковых болот, песчано-каменистая пойма с проточным увлажнением.

P. boreale Adams. Ольхово-ивняковые заросли по берегу озера.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge. На выходах коренных пород, мелкощебнистые осыпи.

Myosotis suaveolens Waldst. et Kit. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры, пойменные ивняки, ивово-ольховые заросли у подножия скал.

Thymus extremus Klok. Лиственничное редколесье и ивово-ольховые заросли по склонам скал. Редко.

Veronica longifolia L. Ольхово-ивняковые заросли по берегу озера. Редко.

Lagotis minor (Willd.) Standl. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры, по валикам полигонально-валиковых болот.

Pedicularis sceptrum-carolinum L. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры, песчано-галечная пойма с проточным увлажнением.

P. verticillata L. Лиственничное редколесье на надпойме, пойменные ивняки, песчаные наносы.

P. labradorica Wirsing. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

P. capitata Adams. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

P. tristis L. Полигонально-валиковые болота, закустаренные склоны скал.

P. lapponica L. Ольхово-ивняковые заросли по берегу старичного озера, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые и ерниковые зеленомошные тундры.

P. oederi Vahl. Зарастающие склоны, кустарниковые заросли, полигонально-валиковые болота, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

P. sudetica Willd. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры, заросли ив, на валиках полигонально-валиковых болот.

P. adamsii Hult. Щебнистые дриадовые и кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. Склоны скалистых выходов с лиственницей. Редко.

Pinguicula villosa L. На пятнах голого грунта в кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошных низкокустарниковых тундрах. Редко.

Galium verum L. Пойменные ивняки. Редко.

Valeriana capitata Pall. ex Link. Полигонально-валиковые болота, все типы тундр, лужайки на склонах.

Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et C. A. Mey. Лиственничное редколесье на надпойме. Редко.

Erigeron eriocephalus J. Vahl. Замоховелые луговины по склонам, задернованные пески, опушки кустарников.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman. Слабо задернованные песчаные склоны распадков, на голых пятнах песка. Редко.

Matricaria subpolaris (Pobed.) Holub (*Tripleurospermum subpolare* Pobed.). Пойменные ивняки.

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip. Прирусловой песчаный вал.

Artemisia tilesii Ledeb. На дренированных склонах, в пойменных кустарниках.

A. furcata Bieb. По склонам скал.

Nardosmia glacialis Ledeb. Лиственничные редины на песчаных увалах, кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

N. angulosa Cass. Моховые ивняки по распадкам между увалами, ерниковые зеленомошные тундры.

N. gmelinii Turcz. ex DC. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

Arnica iljinii (Maquire) Iljin. Задернованные склоны скал.

Senecio resedifolius Less. Щебнистые дриадовые и кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры. Изредка.

S. atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. Кустарничково-шлемовидноцетрариево-зеленомошные низкокустарниковые тундры.

S. arcticus Rupr. Места с нарушенным покровом в сырой тундре.

Taraxacum macilentum Danlst. Склоны скал. Редко.

В окрестностях пос. Саскылах в составе флоры цветковых, голосемянных и папоротникообразных растений отмечено 206 видов, относящихся к 103 родам и 40 семействам. Наибольшим числом видов представлены семейства *Poaceae* (30), *Cyperaceae* (19), *Asteraceae* (14), *Brassicaceae* (13), *Caryophylaceae* (12), *Saxifragaceae* (12), *Scrophulariaceae* (11), *Ranunculaceae* (10) и роды *Carex* (15), *Salix* (12), *Saxifraga* (9), *Pedicularis* (9).

Флора окрестностей пос. Саскылах может быть охарактеризована как гипоарктическая (см. таблицу) (Толмачев, 1941). По провинциальному флористическому делению (Юрцев и др., 1978) территория флоры относится к Анабаро-Оленекской подпровинции Восточно-Сибирской провинции.

В заключение авторы искренне благодарят В. В. Петровского за определение видов родов *Draba* и *Papaver* и помощь в подготовке статьи.

Соотношение широтно-географических элементов

Группа видов	Число видов	Процент
Арктическая	24	12
Арктоальпийская	56	27
Бореальная и арктобореально-монтанная	61	30
Гипоарктическая и гипоаркто-монтанная	65	31
Всего	206	100

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. **1960.** Флора сосудистых растений острова Большого Ляховского (Новосибирские острова). Бот. ж., 55, 11.

Андреев В. Н., С. Ф. Нахабцева, В. И. Перфильева. **1976.** Типы тундр Якутии. В кн.: Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск.

Боч М. С., В. Т. Царева. **1974.** К флоре низовьев р. Индигирки (в пределах тундровой зоны). Бот. ж., 59, 6.

Городков Б. Н. **1956.** Растительность и почва о. Котельного (Новосибирский архипелаг). В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 2. Л.

Петровский В. В., Т. М. Королева. **1979.** К флоре дельты реки Колымы. Бот. ж., 64, 1.

Ребристая О. В. **1966.** Список сосудистых растений острова Муостах (губа Буорхая, Арктическая Якутия). В кн.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. Л.

Сезонная и погодовая динамика фитомассы в субарктической тундре. **1978.** Новосибирск.

Сочава В. Б. **1933а.** Тундры бассейна р. Анабара. Изв. Геогр. общ., 65, 4. — **1933б.** Ботанико-географические подзоны в западных тундрах Якутии. Мат. Первого Всес. геогр. съезда. Л. — **1934.** Растительные ассоциации Анабарской тундры. Бот. ж., 19. 3.

Справочник по климату СССР. **1966.** Вып. 24. Л.

Тетерина Л. В. **1976.** Закономерности распространения тундровых почв Оленекско-Анабарской низменности. В кн.: Биологические проблемы Севера (почвоведение, агрохимия, мелиорация). VII симп. Почвоведение (Тез. докл.). Петрозаводск.

Тихомиров Б. А., В. В. Петровский, Б. А. Юрцев. **1966.** Флора окрестностей бухты Тикси (Арктическая Якутия). В кн.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. Л.

Толмачев А. И. **1941.** О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Северной базы АН СССР, 8. Архангельск. — **1959.** К флоре острова Беннета. Бот. ж., 54, 4.

Юрцев Б. А. **1959.** Высокогорная флора горы Сокуйдах и ее место в ряду горных флор Арктической Якутии. Бот. ж., 54, 8.

Юрцев Б. А., А. И. Толмачев, О. В. Ребристая. **1978.** Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л.

Якутия. **1965.** М.

Институт биологии
Якутского филиала СО АН СССР,
Якутск.

Получено 30 X 1978

SUMMARY

The flora of the neighbourhood of the settlement of Saskylakh on the Anabar River is located on the interface of Southern subarctic tundras and fore-tundra larch spare forest. This peculiarity defines its comparative variety (206 species) and its hypoarctic nature.

УДК 581.9 : (582.26+581.526.3)

Ш. И. Коган

ВОДОРОСЛИ И ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЕВТРОФИРОВАНИЯ ВОДОЕМОВ [1]

SH. I. KOGAN. THE ALGAE AND HIGHER AQUATIC PLANTS UNDER CONDITIONS OF ANTHROPOGENEOUS EUTROPHICATION OF WATER RESERVOIRS

Показана реакция растительности (водорослей и высших водных растений) на антропогенное евтрофирование водоемов. Массовое развитие водорослей фитопланктона («цветение») является наиболее ярким и наглядным проявлением евтрофирования, приводящим к биологическому загрязнению водоемов. Высшая водная растительность играет большую роль в повышении устойчивости водных экосистем к антропогенным воздействиям и в обеспечении самоочищения водоемов. Тотальное ее уничтожение приводит к нежелательным экологическим последствиям. Это показано на примере трех небольших водохранилищ в Южной Туркмении.

Евтрофирование — термин, широко используемый в лимнологии и означающий повышение уровня трофии водоемов (Россолимо, 1977). В практической гидробиологии под антропогенным евтрофированием понимают повышение обеспеченности воды биогенными элементами (главным образом азотом и фосфором) за счет поверхностного стока с сельскохозяйственных угодий, а также за счет дренажных вод. Опубликованы данные (Бондаренко и др., 1976), из которых видно, что из вносимых на поля минеральных удобрений от 10 до 50% азота и до 2% фосфора вымываются из почвы и в конечном счете попадает в водоемы. В густонаселенных индустриальных районах большие количества биогенных и загрязняющих веществ попадают в водоемы с промышленными и коммунально-бытовыми стоками.

Процессы антропогенного евтрофирования приобретают все более широкое распространение, и сейчас уже можно говорить об их глобальных масштабах. Негативные последствия евтрофирования с точки зрения охраны водоемов и проблемы чистой воды вызывают озабоченность общественности и правительств многих стран.

Сейчас общепризнано, что чистая вода — продукт биотического круговорота веществ в водоемах, осуществляемого благодаря жизнедеятельности всех групп гидробионтов, результат правильно функционирующей экосистемы водоемов (Винберг, 1969; Дювиньо, Танг, 1973; Камшилов, 1977). Этот круговорот включает в себя два противоположных процесса: создание первичной продукции, с одной стороны, и ее потребление и деструкция — с другой. При сбалансированности этих двух процессов состояние экосистемы будет благополучным, а вода в водоеме — чистой. Так могло бы быть, если бы в водоемы не попадали загрязняющие вещества извне. Однако в век НТР это невозможно. Даже в некоторых чистейших олиготрофных озерах Швеции исчезли ценные виды рыб в результате приноса воздушными массами из Рурской области и Великобритании сернистых соединений и азота, попадающих в озера с атмосферными осадками (Шилькрот, 1975). Что касается водоемов, расположенных в индустриальных и

[1] Доложено на годичной сессии Научных советов АН СССР и АН АрмССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (4 VI 1979, Ереван).

густонаселенных районах, то они подвергаются антропогенному евтрофированию разной степени интенсивности. Достаточно сказать, что даже в водоемах пустынной и малонаселенной Туркмении обнаруживаются пока еще слабые, но явные признаки антропогенного евтрофирования (Коган, 1978).

Изменения в обеспеченности водоемов питательными веществами приводят к резким изменениям их биома, в первую очередь состава и количественного развития растительных компонентов. Проследить эти изменения и выявить возможности использования доминирующих видов растений и их группировок как индикаторов состояния водоемов и особенно как средства ограничения евтрофирования или борьбы с его последствиями — задача гидроботаников, гидробиологов и других специалистов, изучающих жизнь водоемов.

Значение автофототрофных растений (как низших, так и высших) в жизни водоемов определяется их способностью продуцировать первичное органическое вещество с выделением кислорода. Однако в условиях евтрофирования водоемов проявляются существенные различия в поведении низших и высших растений.

Остановимся на этом более подробно. Первыми на обогащение водоема биогенными веществами реагируют планктонные водоросли. Они начинают интенсивно размножаться, поглощая при этом из воды биогенные элементы и выделяя большие количества кислорода. До определенной степени количественного развития водоросли фитопланктона играют положительную роль в водоемах и способствуют их самоочищению. Однако при возрастающем поступлении в водоем биогенных и органических веществ и продолжающемся развитии водорослей наступает момент, когда развитие приобретает характер «цветения» воды, при котором из фактора самоочищения водоемов водоросли становятся фактором их самозагрязнения. Обычно в водоемах умеренной зоны при «цветении» воды доминируют один-два вида сине-зеленых водорослей, чаще всего *Microcystis aeruginosa* [2] с участием некоторых представителей родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*. Доказано, что *Microcystis aeruginosa* и некоторые другие виды сине-зеленых в процессе жизнедеятельности, а также при отмирании выделяют в воду различные токсические вещества, опасные для других гидробионтов и человека (Горюнова, Демина, 1974; Кирпенко и др., 1975; Сиренко, Гавриленко, 1978).

Украинские альгологи, подробно изучившие явление «цветения» воды, установили количественные критерии, по которым можно судить о значении водорослей для процессов формирования качества воды. Считают (Топачевский и др., 1975), что при биомассе до 40г в 1 м^3 воды (соответствует умеренному «цветению») водоросли фитопланктона еще играют положительную роль в жизни водоемов. При более высокой биомассе роль их становится резко отрицательной. На стадии интенсивного «цветения», которой соответствует биомасса водорослей свыше 500 г в 1 м^3, наступает явное ухудшение всех санитарно-биологических показателей водоема: вследствие отмирания массы водорослей возникает дефицит кислорода в воде; токсические продукты метаболизма сине-зеленых водорослей делают воду непригодной для коммунально-бытового и питьевого использования, а также для жизни гидробионтов, в том числе и рыб. Во время «цветения» водоемы теряют свое значение как место отдыха. Такую картину ежегодно в летние месяцы можно наблюдать на водохранилищах Днепра, Волги, Дона и других рек, хотя на последних «цветение» выражено не так интенсивно.

Интересно отметить, что в водоемах Средней Азии, в частности Южной Туркмении, «цветение» воды никогда не бывает очень интенсивным: наибольшая биомасса фитопланктона, которую нам удалось определить, не превышала 10—11 г/м^3, т. е. соответствует начальной стадии «цветения». Различается и состав водорослей, вызывающих «цветение»; если в водоемах умеренной зоны доминируют 1—2 вида сине-зеленых водорослей, то здесь

---

[2] Названия водорослей даны по «Определителям пресноводных водорослей СССР» (1953—1962).

участвуют таковые нескольких отделов (кроме сине-зеленых, зеленые, диатомовые, пирофитовые) (Коган, 1972; Коган, Любезнов, 1977). Намечается определенное сходство с водоемами тропической зоны (о. Шри-Ланка, Вьетнам), где в «цветении» также участвуют представители разных отделов водорослей (Holsinger, 1955; Hortobagyi, 1969).

Таким образом, реакция водорослей фитопланктона на обогащение водоема биогенными веществами («цветение») является наиболее ярким и наглядным проявлением антропогенного евтрофирования водоемов. Водоросли, особенно планктонные, являются прекрасными индикаторами, по которым можно судить о санитарно-биологическом состоянии водоема (о степени его загрязнения, об осолонении и т. д.), и эти их свойства широко используются в практике водоснабжения.

Однако, оценивая роль водорослей с точки зрения формирования качества воды в водоемах или шире — в обеспечении нормального функционирования экосистемы водоемов, можно констатировать, что при определенной степени евтрофирования они не в состоянии справиться с избытком биогенных веществ и, развиваясь до степени «цветения», начинают играть отрицательную экологическую роль. Основная причина такой роли водорослей при интенсивном развитии, по-видимому, кроется в их коротком жизненном цикле, быстром отмирании и разложении. При этом потребляется большое количество кислорода, биогенные вещества возвращаются в воду и имеют место другие, отрицательные для экосистемы водоемов процессы, о которых говорилось выше и которые вызывают так называемое вторичное загрязнение водоемов.

Несколько забегая вперед, скажем, что высшие растения, у которых жизненный цикл длится обычно весь вегетационный период (до 7—8 месяцев) и которые после отмирания разлагаются медленно, имеют в этом отношении большие преимущества по сравнению с микроскопическими водорослями фитопланктона. И тем не менее до последнего времени роль высших водных растений в процессах формирования качества воды и в охране водоемов недооценивалась. Более того, им приписывалось в основном негативное значение. Считалось, что высшая водная растительность не только ускоряет заболачивание водоемов, но и является причиной их загрязнения. И хотя старейшие советские гидробиологи (Винберг, 1955; Кабанов, 1962; Дексбах, 1964; Францев, 1972) неоднократно подчеркивали положительную роль высшей водной растительности в борьбе с загрязнением водоемов, положение до сих пор мало изменилось.

Нельзя не сказать о том, что в последние годы в связи с внедрением во многие водоемы юга страны растительноядной рыбы — белого амура — предприняты определенные усилия для подтверждения негативной оценки значения высшей водной растительности. В многочисленных публикациях, особенно в массовой печати, в выступлениях на совещаниях и конференциях ихтиологов и рыбоводов раздаются призывы к борьбе с высшей водной растительностью, к ее уничтожению и к широкому использованию для этих целей белого амура как мелиоратора водоемов. При этом не учитываются экологические последствия такой мелиорации. Позволю себе привести лишь один пример, в котором такое отношение к водной растительности достигло предела. Речь идет о брошюре, выпущенной массовым тиражом обществом «Знание» и озаглавленной «Рыбы — мелиораторы» (Никольский и др., 1979). В разделе «Бесполезные и вредные формы первичной продуктивности водоемов» о высшей водной растительности сказано, что она «в большей своей части представляет собой трофический тупик» (с. 15) и что «кормовые ресурсы для животных-фитофагов практически неограничены» (с. 22). Такое отношение к высшей водной растительности привело в водохранилищах Южной Туркмении к печальным результатам. Запущенный в эти водоемы (без учета их кормовых ресурсов) белый амур за 2—3 года уничтожил всю растительность, что ухудшило санитарно-биологические показатели водоемов (Коган и др., 1976; Коган, 1978). Теперь в этих водохранилищах нет ни растительности, ни белого амура.

Такая оценка роли высших водных растений в жизни водоемов объясняется прежде всего недостаточным знанием тех особенностей их физиологии и биологии, которые имеют непосредственное значение в процессах самоочищения водоемов и формирования качества воды. Здесь имеется в виду способность высших водных растений поглощать и накапливать биогенные элементы и органические вещества и надолго удалять их из круговорота веществ в водоемах, поглощать и частично обезвреживать некоторые токсические соединения и т. д.

Кажется весьма уместным привести здесь высказывание Г. Г. Винберга (1972): «Следует осудить попытки объявить те или иные виды водных организмов вредными или необязательными, сделанные без ясного понимания их роли в экосистеме, участия в самоочищении и формировании качества воды. Они, как показывает опыт, могут привести к трудно ликвидируемым последствиям» (с. 11).

Рассмотрим в свете современных данных значение высших водных растений в процессах самоочищения и формирования качества воды в водоемах.

1. Высшая водная растительность как продуцент кислорода. Г. Г. Винберг (1955) убедительно показал, что фотосинтетическая реаэрация (обогащение воды кислородом), осуществляемая высшей водной растительностью, может достигать больших величин, причем она гораздо «выгоднее» для водоема, так как вода при этом непосредственно не обогащается органическими веществами, как это имеет место при фотосинтезе фитопланктона. Соответствующие данные приводит и R. W. Edwards (1968).

По данным А. И. Мережко (1978), рдест пронзеннолистный в процессе фотосинтеза выделяет на 100 г сырого веса около 50 мг O_2/ч. Он же показал, что отношение выделенного в процессе фотосинтеза кислорода к потребленному на дыхание равно у рдеста пронзеннолистного 3.1, а у роголистника погруженного — 16.6. Общеизвестно, что в зарослях высших водных растений в дневное время вода перенасыщена кислородом. Естественно, что это создает благоприятные условия для жизнедеятельности гидробионтов, окисления органических веществ и благоприятствует процессам самоочищения.

2. Высшие водные растения способны поглощать и накапливать большие количества минеральных и в том числе биогенных веществ. А. И. Мережко (1978) показал, что с 1 га зарослей тростника обыкновенного вместе с тростником из водоема выносится 200 кг N, 80 кг P, 130 кг K, 154 кг Cl, 60 кг Ca и т. д. Даже если не удалять тростник из водоема, то и в этом случае эти минеральные вещества надолго выводятся из круговорота веществ. Специальными экспериментами с применением радиоактивных изотопов было показано, что к концу вегетационного периода происходит отток биогенных элементов в подземные органы растений. Из корневищ в водоем возвращается лишь незначительная часть этих биогенов, так как они используются растением для образования зимующих почек и их развития весной (Якубовский, Мережко, 1976). О фактах поглощения из воды биогенных веществ высшими водными растениями в водоемах Великобритании сообщает С. М. Хэслам (1977).

Приведенные данные имеют важное значение для понимания роли высших водных растений в процессах самоочищения водоемов и снижения степени их евтрофирования.

3. Высшие водные растения — детоксикаторы. Многочисленными экспериментами с применением радиометрии показано (Мережко, Шокодько, 1978; Брагинский и др., 1979), что высшие водные растения в процессе жизнедеятельности поглощают из воды такие опасные пестициды, как ДДТ и гексахлоран. При этом пестициды полностью или частично разрушаются в растении и обезвреживаются. В литературе приводится много данных о том, что высшие водные растения способствуют очищению водоемов от нефти и нефтепродуктов (Николаев, 1977; Петрова, 1977; Нельсон-Смит, 1977), фенолов (Костяев, Дьяконова, 1971; Стом и др., 1978), радиоизотопов (Лейнерте, Сейсума, 1977; Любимова и др., 1977).

Конечно, эти свойства высших водных растений не следует преувеличивать. Чуждые природной среде пестициды и другие токсические соединения синтетической химии в определенных концентрациях повреждают высшие водные растения, как и всякие другие организмы. Однако в известных пределах растения могут их поглощать и обезвреживать и важно использовать эти их свойства для влияния на внутриводоемные процессы ослабления негативных экологических последствий антропогенного евтрофирования.

В последние годы появились работы, в которых дается характеристика высших водных растений как перехватчиков биогенных и загрязняющих веществ, поступающих в водоем с водосборной площади, и на этой основе разработаны рекомендации по устройству различных водоохранных полос, «биоплато», плавающих биофильтров и т. д. (Кроткевич, 1976; Мережко, 1978; Оксиюк и др., 1978). L. Toth (1967) показал, что пояс прибрежно-водных растений задерживает миграцию биогенов в открытую часть озера Балатон. В Швейцарии F. Klötzli, S. Züst (1973) разработали меры для сохранения тростника обыкновенного в озерах. Широко известны работы K. Seidel (1966, 1967; Seidel et al., 1974, и др.) по использованию макрофитов для очистки сточных вод от фенолов и их производных и других токсических веществ.

Общеизвестны и другие полезные свойства высших водных растений: они служат пищей для многих гидробионтов; в их зарослях формируется богатый и разнообразный фитофильный биоценоз, в значительной степени определяющий кормовые ресурсы мелководий внутренних водоемов (Жадин, 1950); заросли высших водных растений являются прекрасным субстратом для нереста многих видов рыб и сохранения их молоди; здесь же излюбленные места гнездований водоплавающих птиц, которые находят в зарослях обильные корма и убежища (Гаевская, 1966; Пашкевич, Юдин, 1978). Наконец, многие виды высших водных растений — хорошие корма для сельскохозяйственных животных и ценное сырье для различных отраслей промышленности.

Немаловажное экологическое значение имеют и антагонистические взаимоотношения между высшими водными растениями и водорослями. Известно, что в сильно зарастающих водоемах фитопланктон развивается очень слабо (Hasler, Jones, 1949; Коган, 1959, 1962; Кокин, 1961; Кутова, 1973). Ингибирующее влияние высших водных растений на водоросли показано в лабораторных условиях (Гуревич, Христенко, 1965; Гусева, Гончарова, 1965; Коган, Чиннова, 1972; Коган и др., 1972), а также в водоемах (Коган, Крайнюкова, 1977).

Румынские гидробиологи (Cure et al., 1970) приводят убедительные данные о том, что наличие погруженной высшей водной растительности абсолютно необходимо для правильного функционирования экосистемы пруда при условии, если заросли занимают не более 30% площади водоема. Большой интерес представляет использование высших водных растений как индикаторов загрязнения водоемов. Однако в этом отношении наши знания совершенно недостаточны. Применяемая у нас в стране шкала сапробности основана в основном на организмах-индикаторах из числа водорослей и беспозвоночных животных (Макрушин, 1974).

В ряде зарубежных работ можно найти сведения об отношении некоторых высших водных растений к евтрофированию и загрязнению водоемов. Так, A. Kohler с сотрудниками (1971) проследили распространение некоторых макрофитов в речной системе Моозах (Бавария) в зависимости от загрязнения водотоков. К наиболее чистым водам приурочен *Potamogeton coloratus*, слабое загрязнение показывают *P. densus*, *Hippuris vulgaris* f. *fluviatilis* [3] и др. *Sparganium ramosum* — показатель наиболее загрязненных вод.

---

[3] Латинские названия высших водных растений даются по «Флоре СССР» с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

W. Haber и A. Kohler (1972) уточняют этот список. Такие виды, как *Potamogeton perfoliatus*, *Sium erectum*, характеризуются широкой экологической амплитудой. Очень интересные данные об изменении растительности в озере Лингби (Дания) под влиянием загрязнения за 50 лет (1912—1962 гг.) приводит S. Olsen (1964). R. Goulder, D. Boatman (1971) считают, что роголистник погруженный *Ceratophyllum demersum* является нитрофильным растением, требующим высокого уровня органического азота в воде. По нашим наблюдениям, для водоемов Южной Туркмении это не подтверждается (Коган, 1962).

A. Krause (1972) показывает, что евтрофирование водоемов приводит к гибели высшей водной растительности. Для сохранения разнообразия и богатства растительного покрова водоемов он предлагает меры по уменьшению загрязнений и пересмотру норм внесения удобрений на поля.

Конечно, в определенных условиях высшая водная растительность может иметь и отрицательное значение: при чрезмерном зарастании неглубоких водоемов или прибрежной зоны крупных водохранилищ могут происходить заболачивание и ухудшение гидробиологического режима. В таких случаях во избежание вторичного загрязнения биомассу макрофитов необходимо ежегодно убирать с последующей утилизацией.

Следует, однако, подчеркнуть, что негативное экологическое значение высшей водной растительности не может идти ни в какое сравнение с тем ущербом, который наносится водоему при массовом развитии водорослей до степени «цветения». Прежде всего высшие водные растения обычно ограничены в своем распространении глубинами, не превышающими 4 м, в то время как водоросли планктона при высокой прозрачности в крупных водоемах могут заселять всю толщу воды до значительных глубин (десятки метров). О других преимуществах высших водных растений перед микроскопическими водорослями планктона в этом плане уже говорилось выше.

Важным моментом в этой связи является изъятие из водоема биомассы водных растений. Л. А. Сиренко (1979) считает, что основным методом ликвидации негативных последствий антропогенного евтрофирования водоемов — «цветения» воды сине-зелеными водорослями — является изъятие из водоема их биомассы. Не вдаваясь здесь в подробное обсуждение этого весьма специального вопроса (Кондаков, 1975; Сиренко, 1976), укажем только, что если изъятие из водоема высших водных растений не представляет технических трудностей, то, по признанию самой Л. А. Сиренко (1979), изъятие биомассы сине-зеленых при их «цветении» требует больших капиталовложений и специальных плавающих агрегатов.

В условиях Южной Туркмении, где водоемы при наличии благоприятных условий зарастают очень сильно, мы имели возможность убедиться в важном экологическом значении умеренного развития высших водных растений. За последние годы здесь был осуществлен широкий не запланированный эксперимент, результаты которого кратко излагаются ниже. Речь идет об использовании растительноядной рыбы — белого амура — для борьбы с высшей водной растительностью в двух небольших водохранилищах под Ашхабадом, получающих воду из Каракумского канала.

К у р т л и н с к о е в о д о х р а н и л и щ е. Площадь 1100 га, объем воды при нормальном подпорном горизонте 48 млн. м³, максимальная глубина до 13 м, колебания уровня воды 2—4 м. До 1971 г. водохранилище сильно зарастало (до 60% акватории) чистыми зарослями урути колосистой *Myriophyllum spicatum*. Водохранилище используется в рекреационных и спортивных целях, и поэтому зарастание было очень нежелательным. В 1970 г. в водохранилище было запущено большое количество молоди белого амура. Уже в 1971 г. водоем был совершенно свободен от высших водных растений. Как это отразилось на гидробиологическом режиме водохранилища? Существенно изменился состав доминирующих видов фитопланктона. Появились такие виды, как *Lyngbya limnetica*, *Merismopedia tenuissima*, *Navicula cryptocephala*, *Synedra* sp., которые мы считаем альфамезосапробами. Резко возросла биомасса фитопланктона (с 0.5 г/м³ в 1966 г. до 7.18 г/м³ в 1976 г. — см. таблицу). В летние месяцы, начиная с 1974 г.,

Состав доминантов и максимальные значения биомассы фитопланктона в некоторых водохранилищах Южной Туркмении (1977 г.)

Водохранилище	Биомасса фитопланктона, г/м³	Сезон	Доминирующие виды	Высшая водная растительность
Куртлинское	7.18	Весна	*Synedra* sp., *S. acus*, *Cyclotella operculata*, *Navicula cryptocephala*, *Microcystis aeruginosa*, *Binuclearia lauterbornii*	Отсутствует
Восточное	11.30	Лето	*Synedra* sp., *Oscillatoria amphibia*, *Hyaloraphidium contortum*, *Lyngbya limnetica*, *Merismopedia tenuissima*	»
Третье Гиндукушское	4.12	Весна	*Synedra acus*, *Dinobryon divergens*, *Oscillatoria amphibia*, *Synedra acus* var. *angustissima*	Умеренное зарастание (до 30% акватории)

в придонных слоях воды обнаруживался дефицит кислорода вплоть до бескислородной зоны. В общем налицо явные признаки евтрофирования.

В водохранилище В о с т о ч н о м (площадь 350 га, объем 6. 5 млн. м³, глубина 4.5 м), также сильно зараставшем, реакция фитопланктона на изъятие высшей водной растительности была еще более четкой. В составе фитопланктона появились те же *Lyngbya limnetica*, *Merismopedia tenuissima*, *Synedra* sp., а также *Oscillatoria amphibia*. Наиболее впечатляющими были изменения в количественном развитии фитопланктона. При сильном зарастании в 1970 г. максимальная биомасса была 0.37 г/м³. После уничтожения растительности белым амуром: 1971 г. — 3.7, 1972 — 5.8, 1974 — 10.5, 1976 — 11.3 г/м³. По градации, разработанной украинскими альгологами (Сиренко, Гавриленко, 1978), это уже начальная стадия «цветения» воды. Не осталось без изменения и качество воды: в летние месяцы она квалифицировалась как загрязненная, с повышенной окисляемостью и значительным содержанием аммонийного азота и фосфора (Коган и др., 1976).

Положительное влияние умеренного зарастания на биологический режим водоема в условиях Южной Туркмении можно показать на примере Третьего Гиндукушского водохранилища. Этот небольшой водоем (площадь 600 га, объем 17.8 млн. м³, глубина до 9 м) получает воду из реки Мургаб, а в последние годы — и из Каракумского канала. Водохранилище зарастает до 30% акватории в основном погруженными гидрофитами: роголистником погруженным *Ceratophyllum demersum*, урутью колосистой, рдестами (*Potamogeton perfoliatus*, *P. crispus*, *P. lucens*). В прибрежье много горца земноводного *Polygonum amphibium*, нередко встречается наяда морская *Najas marina*, на островах и отмелях — тростник обыкновенный. Первые сведения о фитопланктоне этого водохранилища относятся к 1954 г. (Коган, 1955). За 25 лет в составе и количественном развитии фитопланктона водохранилища произошли существенные изменения, но они не идут ни в какое сравнение с изменениями в Куртлинском и Восточном водохранилищах. В составе доминантов сохранились *Dinobryon divergens*, *Ceratium hirundinella*, *Synedra acus*. Появились такие виды, как *Oscillatoria amphibia*, *Glenodinium quadridens*, *Synedra* sp. В 1954 г. биомасса фитопланктона была 1.5 г/м³. В последние годы она была лишь немного больше и только весной 1977 г. превысила этот уровень в 2.5 раза (см. таблицу). Гидробиологический режим Третьего Гиндукушского водохранилища вполне удовлетворительный. Содержание растворенного кислорода от 74 до 121% насыщения, окисляемость — 3.0—6.5 мг O_2/л, аммонийный азот 0.15—0.19 мг/л. Вода характеризуется как умеренно загрязненная летом и осенью, а в остальные сезоны — чистая. В целом абиотические и биотические условия в водохранилище за эти годы мало изменились, признаки евтрофирования

проявляются слабо. Мы склонны приписывать это стабилизиующему влиянию высшей водной растительности.

Нельзя не вспомнить здесь высказывание Ю. Одума (1975) о том, что «удаление травоядными животными или человеком более 30—50% годового прироста растительности может уменьшить способность экосистемы сопротивляться стрессу» (с. 89). Одум имеет в виду наземные экосистемы, но это вполне применимо и к водным, особенно если учесть, что в приведенных нами примерах из водохранилищ была изъята вся растительность.

Изложенный выше материал достаточно убедительно показывает значение высшей водной растительности как мощного фактора самоочищения водоемов, обеспечивающего стабильность водных экосистем в условиях возрастания антропогенных воздействий. Это дает нам основание сформулировать тезис о том, что охрана водемов невозможна без охраны их растительности. Уместно отметить здесь также, что развитие гидроботаники (понимая под этим термином изучение высших водных растений) у нас в стране отстает от запросов жизни. Это было подчеркнуто и в решении I Всесоюзной конференции по высшим водным растениям, состоявшейся в Борке в 1977 г.

ЛИТЕРАТУРА

Бондаренко Л. М., М. С. Иванов, Ю. Д. Ковалев, И. Д. Пичахчи. **1976**. Источники поступления и масштабы возможного выноса биогенных элементов в водные объекты. В кн.: Формирование и контроль качества поверхностных вод, 3. Киев.

Брагинский Л. П., Ф. Я. Комаровский, А. И. Мережко. **1979**. Персистентные пестициды в экологии пресных вод. Киев.

Винберг Г. Г. **1955**. Значение фотосинтеза для обогащения воды кислородом при самоочищении загрязненных вод. Тр. ВГБО, 6. — **1969**. Значение гидробиологии в решении водохозяйственных проблем. Гидробиол. ж., 4. — **1972**. Значение гидробиологии в решении водохозяйственных проблем. В кн.: Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. М.

Гаевская Н. С. **1966**. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.

Горюнова С. В., М. С. Демина. **1974**. Водоросли — продуценты токсических веществ. М.

Гуревич Ф. А., Н. Г. Христенко. **1965**. О взаимоотношениях между синезелеными водорослями и другими гидробионтами. Изв. СО АН СССР, 2, 3.

Гусева К. А., С. П. Гончарова. **1965**. О влиянии высшей водной растительности на развитие планктонных сине-зеленых водорослей. В кн.: Экология и физиология сине-зеленых водорослей. М.; Л.

Дексбах Н. К. **1964**. Водная растительность и ее значение в борьбе с последствиями промышленных загрязнений. В кн.: Охрана природы на Урале, 4. Свердловск.

Дювиньо П., М. Танг. **1973**. Биосфера и место в ней человека. М.

Жадин В. И. **1950**. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии. В кн.: Жизнь пресных вод СССР, 3. М.; Л.

Кабанов Н. М. **1962**. Высшие водные растения в связи с загрязнением континентальных вод. Тр. ВГБО, 12.

Камшилов М. М. **1977**. Некоторые результаты исследований круговорота веществ и биологического самоочищения водоемов. Гидробиол. ж., 1.

Кирпенко Ю. А., Л. А. Сиренко, В. М. Орловский, А. В. Боков. **1975**. Содержание токсических метаболитов сине-зеленых водорослей в воде во время «цветения» и их влияние на организм теплокровных животных. В кн.: Самоочищение, биопродуктивность и охрана водоемов и водотоков Украины. Киев.

Коган Ш. И. **1955**. Материалы по флоре водорослей и фитопланктону водоемов бассейна р. Мургаб. Тр. Мургабск. гидробиол. станции, 3. Ашхабад. — **1959**. Материалы по альгофлоре озер Западного Узбоя. Изв. АН ТССР, 1. — **1962**. Растительность водоемов Туркменской ССР. Тр. Инст. бот. АН ТССР, 7. Ашхабад. — **1972**. Водоросли водоемов Туркменской ССР, 1. Ашхабад. — **1978**. Охрана водоемов в Туркменской ССР. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 4.

Коган Ш. И., Н. В. Костенко, Ю. Е. Любезнов, Х. С. Садыков. **1976**. Влияние уничтожения макрофитов в водоемах на некоторые показатели качества воды. В кн.: Методы биологического анализа пресных вод. Л.

Коган Ш. И., А. Н. Крайнюкова. **1977**. Роголистник — ингибитор синезеленых водорослей. В кн.: I Всес. конф. по высшим водным растениям. Борок.

Коган Ш. И., Ю. Е. Любезнов. **1977**. Фитопланктон Куртлинского водохранилища в 1974—1975 гг. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 2.

Коган Ш. И., Г. А. Чиннова. **1972**. О взаимоотношениях *Ceratophyllum demersum* L. с некоторыми сине-зелеными водорослями. Гидробиол. ж., 5.

Коган Ш. И., Г. А. Чиннова, М. Е. Кравченко. 1972. Влияние макрофитов на некоторые водоросли при совместном культивировании. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 3.
Кокин К. А. 1961. О значении погруженных макрофитов как агентов самоочищения р. Москвы. Бюл. МОИП, отд. биол., 66, 5.
Кондаков В. Н. 1975. Изъятие поверхностных загрязнений. Гидробиол. ж., 6.
Костяев В. Я., Л. М. Дьяконова. 1971. Распад фенола в присутствии водорослей и высших водных растений. Информ. бюл. Инст. биол. внутр. вод, 10.
Кроткевич П. Г. 1976. К вопросу использования водоохранно-очистных свойств тростника обыкновенного. Водные ресурсы, 5.
Кутова Т. Н. 1973. О соотношении высших водных растений и фитопланктона в оз. Едрово. Изв. Гос. НИИ озерн. и речн. рыбн. хоз., 84.
Лейнерте М. П., З. К. Сейсума. 1977. Роль прибрежно-водных растений пресноводных водоемов в концентрировании Ca и Sr (стабильного и радиоактивного). В кн.: I Всес. конф. по высшим водным растениям. Борок.
Любимова С. А., Л. И. Пискунов, Г. И. Вознесенский. 1977. О накоплении стронция-90 и цезия-137 в некоторых макрофитах Среднего Урала. В кн.: I Всес. конф. по высшим водным растениям. Борок.
Макрушин А. В. 1974. Библиографический указатель по теме «Биологический анализ качества вод» с приложением списка организмов-индикаторов загрязнения. Л.
Мережко А. И. 1978. Эколого-физиологические особенности высших водных растений и их роль в формировании качества воды. Автореф. докт. дис. М.
Мережко А. И., Т. И. Шокодько. 1978. Особенности поглощения ДДТ высшими водными растениями. Гидробиол. ж., 3.
Нельсон-Смит А. 1977. Нефть и экология моря. М.
Николаев В. Н. 1977. О причинах ускорения окисления нефти микроорганизмами в присутствии водных растений. В кн.: I Всес. конф. по высшим водным растениям. Борок.
Никольский Г. В., Д. С. Алиев, Ю. Е. Милановский. 1979. Рыбы — мелиораторы. М.
Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.
Оксиюк О. П., А. И. Мережко, Т. Ф. Волкова. 1978. Использование высших водных растений для улучшения качества воды и укрепления берегов каналов. Водные ресурсы, 4.
Пашкевич В. Ю., Б. С. Юдин. 1978. Водные растения и жизнь животных. Новосибирск.
Петрова Р. Б. 1977. Высшие водные растения и диспергаторы нефти в очищении воды от нефтяного загрязнения. В кн.: I Всес. конф. по высшим водным растениям. Борок.
Решение I Всесоюзной конференции по высшим водным растениям. 1977. Борок.
Россолимо Л. Л. 1977. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.
Сіренко Л. А. 1976. Вилучення сестону в період «цветення» води. Вісн. АН УРСР, 5.
Сиренко Л. А. 1979. Экологические последствия евтрофирования континентальных водоемов и возможные методы их регулирования. Водные ресурсы, 1.
Сиренко Л. А., М. Я. Гавриленко. 1978. «Цветение» воды и евтрофирование. Киев.
Стом Д. И., С. С. Тимофеева, Л. М. Белых, В. В. Буторов. 1978. Роль харовых водорослей и других водных растений в процессах деструкции фенольных соединений. Водные ресурсы, 4.
Топачевский А. В., Л. А. Сиренко, Я. Я. Цееб. 1975. Антропогенное евтрофирование водохранилищ, «цветение» воды и методы его регулирования. Водные ресурсы, 1.
Францев А. В. 1972. Пути улучшения воды в водопроводных каналах. В кн.: Гидробиология каналов и биологические помехи в их эксплуатации. Киев.
Хэслам С. М. 1977. Макрофиты и качество водотока. В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.
Шилькрот Г. С. 1975. Причины антропогенного евтрофирования водоемов. В кн.: Общая экология. Биоценология. Гидробиология, 2. М.
Якубовский К. Б., А. И. Мережко. 1976. Значение высших водных растений в формировании качества воды. В кн.: Формирование и контроль качества поверхностных вод, 2. Киев.
Cure V., A. Snaider, I. Chiosilă. 1970. Macrofitele din iazul Frasinet (jud. Ilfov) şi rolul lor viata ecosistemului-doi ani dupa intraducerea speciei Ctenopharyngodon idella. Bul. Inst. cerc. şi proiect. piscic., 29, 1—2.
Edwards R. W. 1968. Plants as oxygenators in rivers. Water Res., 2, 3.
Goulder R., D. Boatman. 1971. Evidence that nitrogen supply influence the distribution of a freshwater macrophyte, *Ceratophyllum demersum*. J. Ecol., 59, 3.
Haber W., A. Kohler. 1972. Ökologische Untersuchungen und Bewertung von Fliessgewässern mit Hilfe hoheren Wasserpflanzen. Landschaft und Stadt, 4, 4.

Hasler A. D., S. Jones. 1949. Demonstration of the antagonistic action of large aquatic plants on algae and rotifers. Ecol., 30, 3.
Holsinger E. C. 1955. The plankton algae of three Ceylon lakes. Hydrobiologia, 7, 1—2.
Hortobagyi T. 1969. Report of an algal bloom in Vietnam. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 20, 1.
Klötzli F., S. Züst. 1973. Conservation of reed-beds in Switzerland. Pol. Arch. Hydrobiol., 20, 1.
Kohler A., H. Vollarth, E. Beisl. 1971. Zur Verbreitung, Vorgesellschaftung und Ökologie der Gefäss-Macrophyten in Fliesswassersystem Moosach (Münchener Ebene). Arch. Hydrobiol., 69, 3.
Krause A. 1972. Einfluss der Eutropirung und anderer menschlicher Einwirkungen auf die Makrophytenvegetation der Oberflächengewässer. Ber. Landwirt., 50, 1.
Olsen S. 1964. Vegetation saendringer i Lybgby Sø, biolragtie analis of kultur pävirkniger pă vand-og Sumpplantevegetationen. Bot. Tidsskr., 59, 4.
Seidel K. 1966. Reinigung von Gewässer durch höhere Pflanzen. Naturwis., 12. — 1967. Biologischer Schutz unserer Seen durch Pflanzen. Öster. Fisch., 1.
Seidel K., H. Boden, E. Lörince. 1974. *Schenoplectus lacustris* (L.) Palla zur Reiningung von Gichtwassern. Naturwis., 12.
Toth L. 1967. Einfuss der Rörichtsbestände auf die Beschaftenheit des Wasser in Balaton See. Inform. bl. Föderat. Europ. Gewäss., 14.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 29 XI 1979.

SUMMARY

The algae and higher aquatic plants react differently to the eutrophication of water reservoirs. Mass development of the phytoplankton algae («water-bloom») — is the most pronounced display of eutrophication, which leads to the re-contamination of the basins. The role of higher aquatic plants is rather significant in the resistance of water ecosystems to the anthropogenic factor. The extermination of the higher aquatic plants, which provide the decontamination of water reservoirs, has negative ecological results. Three water reservoirs in South Turkmenia are described.

УДК 581.1 : 577.3

В. Г. Горшков

СТРУКТУРА БИОСФЕРНЫХ ПОТОКОВ ЭНЕРГИИ

V. G. GORSHKOV. THE STRUCTURE OF THE BIOSPHERIC ENERGY FLOWS

Рассмотрены биосферные потоки энергии на автотрофном и гетеротрофном уровнях. Получена оценка величины и характера изменения продукции биосферы, исходя из физико-химических и метеорологических данных для атмосферы и океана. Оценены антропогенные потоки энергии в биосфере.

Биосфера представляет собой саморегулирующуюся, устойчивую систему, состоящую из взаимодействующих живых организмов. Биосфера поддерживается в динамическом равновесии, поглощая солнечную радиацию и рассеивая тепловое излучение. Каждый живой организм биосферы существует на основе потоков химических элементов. Биосфера обеспечивает необходимыми потоками химических элементов все организмы за счет взаимодействия видов различных специализаций. Вещества, выведенные из одного организма, потребляются другими организмами. В результате во всей биосфере образуются замкнутые циклы потоков химических элементов. Виды, существующие в биосфере единовременно, создают всю необходимую другим видам продукцию и потребляют все виды отходов.

Распределение энергии по трофическим уровням

Потоки энергии в биосфере и круговорот химических элементов основаны на фотосинтезе органики из неорганических соединений автотрофными организмами и последующем ее разложении на первичные неорганические соединения гетеротрофными организмами. Смертность растений делает принципиально невозможным образование замкнутого круговорота биогенных элементов внутри автотрофного организма и требует существования гетеротрофов.

На рис. 1 схематически изображены потоки энергии в биосфере и круговорот химических элементов. Биомасса фотосинтезирующих органов растений B_0, которые продуцируют органические вещества валовой первичной продукции P_0 из минеральных веществ, поглощает главную часть I_0 (в среднем 80%) фотосинтетически активной радиации (ФАР), составляющую около половины солнечного излучения I_c (Лархер, 1978).

Бóльшая часть поглощенной мощности солнечного излучения R_0 выводится из фотосинтезирующих органов путем теплового излучения и транспирации. Валовая продукция P_0 составляет потребление I_1 внутри всего организма растения с биомассой B_1. Часть потребления расходуется на дыхание растений R_1, остающаяся часть — чистая первичная продукция растений P_1 — составляет потребление гетеротрофов I_2, обладающих общей биомассой B_2. Гетеротрофы также образуют ступени экологической пирамиды, которую мы здесь не конкретизируем. В каждом блоке выполняется закон сохранения энергии

$$I_i = P_i + R_i. \quad (1)$$

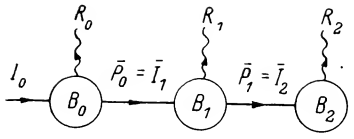


Рис. 1. Потоки энергии на трофических уровнях. I — потребление, P — продукция, R — дыхание, B — биомасса, i=0, 1, 2 — трофические уровни (0 — фотосинтезирующие органы растений, *1* — все части растений, *2* — гетеротрофы).

Фотосинтезирующие органы потребляют только энергию излучения (продукцию солнца) и не могут увеличить потребление энергии сверх величины I_0. Продукция блоков *0*, *1*, *2* накапливается в биомассе, поэтому потребление I_1 и I_2 в блоках *1* и *2* может быть больше продукции предыдущего блока за счет уменьшения его биомассы

$$dB_i/dt = P_i - I_{i+1}; \quad i = 0, 1. \tag{2}$$

В стационарном состоянии (после усреднения по сезонным изменениям) биомасса должна оставаться постоянной во всех блоках, что дает

$$\bar{P}_i = \bar{I}_{i+1}; \quad \bar{I}_0 = \bar{R}_0 + \bar{R}_1 + \bar{R}_2, \tag{3}$$

где черта сверху означает усреднение по сезонным изменениям.

Устойчивость биосферы обеспечивается выполнением уравнений (3). Времена τ_i, на протяжении которых допустимы изменения потоков I_i относительно их средних значений, в устойчивой биосфере должны удовлетворять неравенству

$$\tau_i = \Delta t_i = \Delta B_{i-1}/(I_i - \bar{I}_i) \ll B_{i-1}/|I_i - \bar{I}_i| = T_i, \tag{4}$$

где T_i — время расхода всей биомассы предыдущего трофического уровня B_{i-1}. Из (4) видно, что устойчивые экосистемы должны иметь либо большую биомассу при значительных флуктуациях потоков потребления (суша), либо слабо флуктуирующие потоки потребления при малой биомассе (океан).

В настоящее время процесс фотосинтеза прослеживается по циклам химических реакций (Ленинджер, 1976; Ничипорович, 1977; Лархер, 1978). Однако энергетика этих реакций до конца неясна. Экспериментально валовая продукция фотосинтеза P_0 определяется путем измерения чистой продукции P_1 и дыхания R_1 из соотношения

$$P_0 = P_1 + R_1. \tag{5}$$

Обе величины измеряются по поглощению и выделению в окружающую среду основных химических элементов, но не энергии. При таких измерениях не учитывается возможность энергетических процессов внутри фотосинтезирующих органов, происходящих по безотходному замкнутому циклу без потребления или выброса веществ в окружающую среду, или заметного транспорта внутри органов. Такие энергетические процессы, могущие иметь мощности, близкие ко всей поглощенной ФАР, следовало бы включить в определение метаболизма растения. В результате из-за большой разницы в абсолютных температурах Земли $T_З$ и Солнца $T_С$ истинный КПД использования растением солнечной энергии может оказаться близким к термодинамическому пределу $(T_С - T_З)/T_С \sim 0.95$. В связи с этим всю поглощенную и ненакопленную в валовой продукции солнечную энергию в блоке продуцирования B_0 (рис. 1) мы обозначили аналогично остальным блокам буквой R_0, имея в виду, что эта энергия выводится из организма после возможного использования значительной ее части в метаболизме фотосинтезирующих органов растения, обеспечивающем накопление энергии в конечных продуктах фотосинтеза. В частности R_0 включает фотодыхание и энергетику циклического потока электронов в фотосистеме I (Zelitch, 1975; Ленинджер, 1976; Лархер, 1978).

Неподвижные и передвигающиеся организмы

Различие в жизни растений и животных связано с тем, что растения потребляют ненакапливаемый свет, а животные питаются накапливаемой в результате фотосинтеза растений органической массой. Потребление ор-

ганизма при накапливаемых объектах питания зависит от концентраций последних и регулируемых организмом скоростей потребления, которые могут значительно превышать скорости накопления. Потребление организма при ненакапливаемых объектах питания зависит от их внешних потоков и не может превосходить величину последних. Следствием этого является неподвижность растений и передвижение организма как целого для животных.

Средний поток солнечной энергии, падающий на поверхность Земли, составляет $I_C = 160$ Вт/м^2 (Будыко, 1977), растения аккумулируют в чистой первичной продукции в среднем $P_1 \sim 0.1$ Вт/м^2 (Whittaker, 1975). В стационарном случае постоянной биомассы неподвижные гетеротрофы в среднем не могут иметь потребление на единицу проекции организма на поверхность Земли выше последней величины. Передвигающиеся пойкилотермные животные имеют потоки потребления на единицу своей проекции $\sim$100, а гомойотермные $\sim$1000 Вт/м^2 (Brody, 1945; Hemmingsen, 1960; Винберг, 1976). Передвигающиеся млекопитающие животные, поедающие всю первичную продукцию, должны были бы потреблять накопленную биомассу со скоростью, в 10^4 раз превышающей скорость ее прироста. Такие организмы должны были бы обладать территорией потребления S, в 10^4 раз превосходящей их проекцию на поверхность Земли s. Наблюдаемая территория потребления растительноядного млекопитающего $S \sim 10^7$ s, т. е. потребление животного составляет тысячную долю первичной продукции, что обеспечивает сохранение биомассы объектов питания, достаточной для ее последующего воспроизводства. В среднем на одной территории обитают около десяти массовых видов позвоночных с общим потреблением $\sim$1% первичной продукции (Golley, 1973).

При отсутствии накопления продукции в биомассе потребление локально не может превосходить продукцию — см. (2). В этом случае передвижение бесполезно и большие потоки потребления невозможны. Подобный пример представляет собой нулевой трофический уровень фотосинтезирующих органов растений, потребляющих ненакапливаемую продукцию Солнца — фотоны, имеющие нулевую массу покоя. Растения не могли бы увеличить поглощение фотонов сверх фиксированного солнечного потока энергии за счет передвижения, поэтому они неподвижны. Рост растений и передвижение семян вызваны процессом воспроизводства растений вследствие их смертности и не связаны с перемещением организма как целого.

Первичная продукция океана

Фитопланктон в море и пресноводных экосистемах имеет подобно передвигающимся животным территорию потребления.[1] Это связано с ограниченностью потока биогенов (CO_2 из воздуха, фосфора, азота и кремния из глубин океана), необходимых для фотосинтеза органики. Эти потоки оказываются меньше, чем потоки потребления соответствующих биогенов на единицу проекции организма на поверхность Земли, поэтому для обеспечения нормального фотосинтеза необходим сбор потоков биогенов с территории, превосходящей проекцию организма на поверхность Земли. Наличие территории потребления у фитопланктонных организмов приводит к неизбежной потере фотонов и уменьшению фотосинтеза на единицу земной поверхности, несмотря на нормальную величину фотосинтеза на единицу поверхности водоросли. Из всех неорганических компонентов, участвующих в построении органики в океане, только фотоны не обладают свойством накопления. Если свет является единственным лимитирующим фактором, как уже указывалось, территория потребления, превосходя-

[1] К планктону относятся организмы, скорость диффузионного расплывания объектов потребления которых на их территории потребления превосходит необходимые для нормального питания скорости передвижения организмов. Поэтому локомоторная активность фитопланктона не может преследовать цели передвижения за объектами питания.

щая проекцию организма, не требуется. Наличие территории потребления у океанского фитопланктона означает, что свет не является фактором, лимитирующим продукцию океана. В широких пределах продукция фитопланктона вообще не должна зависеть от падающего света (при фиксированной температуре). С ростом освещенности (вплоть до насыщающего фотосинтез значения) продукция водоросли на единицу ее поверхности растет, однако растет и ее территория, обеспечивающая пропорциональный рост потока фосфора и азота. В результате плотность продукции на единицу поверхности Земли не меняется. С уменьшением света территория уменьшается вплоть до образования сплошного покрова с поглощением фитопланктоном практически всего проникающего света, после чего свет уже становится лимитирующим фактором. При заданных потоках биогенов можно определить глубину, на которой ослабленный поглощением в воде свет становится лимитирующим фактором, а продукция обеспечивается сплошным покровом водорослей.[2] Таким образом, продукция океанского фитопланктона полностью определяется существующими в океане потоками накапливаемых биогенов и может быть вычислена на основании физико-химических данных об этих потоках. Оценки средних значений первичной продукции океана по данным распределения концентраций углерода, фосфора, азота и кремния по порядку величины совпадают с прямыми измерениями продукции фитопланктона в открытом океане (Whittaker, 1975; Bunt, 1975; Platt, Rao, 1975).[3] Плотность продукции на единицу поверхности Земли в открытом океане, не имеющем сплошного покрова растительности у поверхности, оказывается почти на порядок меньше, чем на суше (Whittaker, 1975).

Первичная продукция суши

Специфика растений суши заключается в использовании огромных количеств пресной воды на транспирацию. Вода поступает на сушу путем атмосферных осадков и быстро испаряется или стекает в реки, поэтому вода аналогично фотонам представляет собой для продуцентов суши ненакапливаемое вещество.[4] Не накапливаются локально также хорошо перемешиваемые атмосферные газы. Потребление света, воды и CO_2 и O_2 из воздуха растениями не может быть увеличено за счет их передвижения. Сплошной покров и неподвижность растений суши, приведшие к образованию корневой системы и почвы, свидетельствуют об отсутствии лимитации всеми накапливаемыми на суше биогенами в естественных условиях на протяжении времени образования видов растений.

Фиксация CO_2 пропорциональна транспирации. Транспирация однозначно связана с полным испарением. Полное испарение при избыточном увлажнении пропорционально количеству солнечного света, поэтому во всех случаях первичная продукция суши должна определяться величиной полного испарения. Это дает возможность оценить первичную продукцию суши на основе связи продукции растений с испарением и метеорологических данных о величине испарения суши.

---

[2] В загрязненных водоемах с избытком биогенов возможно образование поверхностного сплошного покрова водорослей при нормальном освещении. В этом случае продукция может в десятки раз превосходить среднюю продукцию океана и целиком определяться падающим светом.

[3] На глубинах, больших $l \sim 200$ м, в океане средняя концентрация фосфатов $[P] \sim 3 \cdot 10^{-3}$ моль/м^3, у поверхности она в пять раз меньше (Иванов, 1978). При коэффициенте турбулентной диффузии $D \simeq 4 \cdot 10^3$ м^2/год (Broecker et al., 1978) диффузионный поток фосфора к поверхности составляет $D\,[P]/l \sim 6 \cdot 10^{-2}$ моль/м^2·год фосфатов. Для синтеза клеток водорослей на 100 атомов углерода требуется 1 атом фосфора, поэтому продукция фитопланктона может составлять 6 моль/м^2·год углерода, что соответствует $2.6 \cdot 10^{10}$ т/год углерода или $\sim 3 \cdot 10^{13}$ Вт на всю акваторию океана. Аналогичную оценку можно сделать по азоту.

[4] Озера и реки занимают 2% площади суши (Whittaker, 1975). Однако даже при изобилии водных резервуаров растения не смогли бы обеспечить себя водой за счет передвижения, ибо им пришлось бы переносить количества воды, в сотни раз превышающие величину их прироста.

Полная скорость испарения E складывается из испарения листьями (транспирации) и испарения почвы. Экспериментально установлено, что для всех растений суши среднегодовая чистая продукция пропорциональна количеству транспирируемой влаги (Вальтер, 1963; Rosenzqeig, 1968; Одум, 1975)

$$P_1 = aE\rho/k, \quad \rho = 1 \text{ т/м}^3, \tag{6}$$

где a — доля транспирации в полном испарении; ρ — плотность воды; ρE — масса воды, испаряющаяся в единицу времени с единицы площади; k — коэффициент транспирации; P_1 — чистая первичная продукция с единицы площади, выраженная в единицах сухой массы (с. м.) органики. Для большинства растений k имеет порядок нескольких сотен (Лархер, 1978). Доля солнечной энергии, затрачиваемая на транспирацию растения, равна

$$\eta_т = aE/E_0, \quad \rho E_0 = I_C/L, \quad L = 0.6 \text{ ккал/г}, \tag{7}$$

где I_C — поток солнечного излучения, L — скрытая теплота испарения, E_0 — величина испарения при затрате всей солнечной энергии на испарение. КПД чистой продукции фотосинтеза $\eta_ф$ в силу (6) однозначно связан с $\eta_т$ (7)

$$\eta_ф = P_1/I_C = (K/L)(\eta_т/k) = 7.6/\eta_т/k, \quad K = 4.5 \text{ ккал/г}, \tag{8}$$

где K — средняя калорийность сухого веса растительной органики (Одум, 1975; Лархер, 1978). Формула (8) означает, что при больших k (например, $k=1000$) и предельно больших значениях $\eta_т = 0.5$ величина $\eta_ф = 0.4\%$ и не может быть больше без уменьшения величины k.

Формула (6) может быть использована для оценки величины чистой первичной продукции суши по известным данным об испарении суши, доли транспирации в полном испарении и средней величине коэффициента транспирации для растений. Среднее испарение суши $E = 500$ мм/год ($\rho E = 500$ кг/м^2·год), средняя испаряемость $\bar{E}_{max} = 1110$ мм/год (Львович, 1974). Rosenzweig (1968) установил универсальную связь между полным испарением и продукцией надземных частей растений в зрелых фитосистемах на основе серии измерений, выполненных в различных точках земного шара. Эту связь с учетом определения k (6) можно представить в виде

$$k = a\mu 490 (\bar{E}_{max}/E)^{2/3}, \quad \bar{E}_{max} = 1110 \text{ мм/год}, \tag{9}$$

где μ — отношение продукции надземных частей к полной чистой первичной продукции, которое близко к 0.9 для большинства растительных формаций суши и слабо зависит от величины испарения E (исключая ледники, пустыни и тундры, дающие меньше 2% продукции биосферы — Whittaker, 1975). Коэффициент транспирации не увеличивается при переходах от растений влажного к растениям засушливого климата (Одум, 1975). Полагая, что доля транспирации (a) во влажнотропических лесах при $E = \bar{E}_{max}$ равна 0.9, и принимая $\mu = 0.9$, получим

$$k = 400, \quad a = 0.9 (E/\bar{E}_{max})^{2/3}. \tag{10}$$

Эти значения находятся в согласии с другими данными для коэффициентов транспирации (Одум, 1975; Лархер, 1978) и детальными измерениями величины a (Duvigneaud, 1974).

Ледники, пустыни и тундры с испарением ниже 150 мм/год занимают треть поверхности суши (Львович, 1974; Whittaker, 1975), откуда для среднего испарения суши и доли транспирации в полном испарении вне этих областей получаем $\bar{E}' = 650$ мм/год, $\bar{a}' = 0.9 (\bar{E}'/\bar{E}_{max})^{2/3} = 0.6$. В результате для средней плотности продукции суши вне ледников, пустынь и тундр $\bar{P}_1'$, а также для всей продукции суши C в единицах сухой массы получаем

$$\bar{P}_1' = \bar{a}'\bar{E}'\rho/k = 10 \text{ т с. м./га · год}; \quad C = \bar{P}_1' \cdot 2/3\, S_{суши} = \bar{P}_1 \cdot 10^{10} \text{ га} = 1 \cdot 10^{11} \text{ т с. м./год или } 6 \cdot 10^{13} \text{ Вт}. \tag{11}$$

Ошибки в формуле (9) имеют порядок 10% (Rosenzweig, 1968). Ошибка в определении величины (11) с учетом сделанных предположений не превышает 50%. Значение (11) для продукции суши близко к эмпирическим данным (Lieth, 1975; Одум, 1975; Whittaker, 1975). Для получения величины продукции суши, равной $1.7 \cdot 10^{11}$ т с. м./год (Родин и др., 1974), необходимо положить $k = 240$ (при $a = 0.6$), что близко к нижнему пределу коэффициента транспирации растений (Лархер, 1978).

В стационарном случае вся чистая первичная продукция используется гетеротрофами. В современной биосфере (до интенсивного вторжения человека в биосферу в текущем столетии) через детритный канал редуцентов (главным образом неподвижных бактерий и грибов), питающихся отмершей биомассой и не способных повреждать живые ткани, протекало 80% чистой первичной продукции суши (90% — на суше и 60% в океане) (Whittaker, 1975). В первом приближении эти гетеротрофы справлялись с обеспечением круговорота биогенных элементов. Оставшиеся 20% потока энергии первичной продукции протекали в канале консументов (в основном беспозвоночных животных), питающихся живой биомассой. Позвоночные животные поглощали ~1% чистой первичной продукции (Golley, 1973).

Антропогенная доля использования продукции биосферы

Не вдаваясь в обсуждение вопроса, какая часть продукции может быть использована в антропогенном канале без нарушения стабильности современной биосферы, определим, какая доля чистой первичной продукции используется людьми в настоящее время.

а. Пашни, луга, пастбища. Главная часть первичной продукции поступает в антропогенный канал с пашни, лугов и пастбищ, из эксплуатируемых лесов.

Продукция пашни, лугов, пастбищ и океана удовлетворяет пищевые потребности людей. Пищу людей ($Л$) можно оценить исходя из числа людей N, которое в 1980 г. достигло $4.5 \cdot 10^9$ чел., и среднего потребления пищи на одного человека 2500 ккал/день·чел. = 120 Вт/чел., («Народонаселение стран мира», 1978), что дает $Л = 5.4 \cdot 10^{11}$ Вт. Потребление продукции океана составляет $7 \cdot 10^7$ т/год живого веса рыбы, ракообразных и моллюсков, или $1 \cdot 10^{10}$ Вт, и равно 2% потребления пищи людьми (Одум, 1975; Mayer, 1976). Биомасса скота в 5 раз превосходит биомассу людей (Whittaker, 1975), поэтому пищу людей и скота ($ЛС$) можно оценить величиной $ЛС = 6Л = 3 \cdot 10^{12}$ Вт. Учет различия в удельных потреблениях на единицу массы тела и коэффициентах усвоения пищи для людей и скота существенно не меняет полученной оценки.

Общее потребление продукции пашни, лугов и пастбищ не ограничивается пищевым потреблением. При уборке пашни человек снимает всю надземную продукцию растений и часть корнеплодов, что составляет около 50% чистой продукции пашни. Вся снятая продукция пашни в основном не возвращается естественным потребителям и перерабатывается самим человеком, сжигается [5] и накапливается в разных видах. Оценка перемещенной в антропогенном канале продукции пастбищ может быть сделана на основе количества удобрений, вносимых в качестве компенсации перемещенных биогенов. В настоящее время вносимые ежегодно азотные и фосфорные удобрения составляют 30% используемых в ежегодном приросте пашни биогенов (Revelle, 1976), поэтому оценка антропогенного потребления продукции пашни величиной порядка $0.5\ A_a$ с использованием $0.2\ A_a$ без перемещения биогенов представляется естественной, чистая первичная продукция пашни $A_a = 1.2 \cdot 10^{10}$ т с. м./год или $6.7 \cdot 10^{12}$ Вт. Площадь пашни $S = 1.4 \cdot 10^9$ га (Whittaker, 1975; Revelle,

[5] Разложение органики на свалках и в скоплениях мусора может в значительной степени происходить за счет переработки бактериями и грибами, однако при этом подвергшиеся перемещению биогены уже не возвращаются растениям, поэтому подобное «сжигание» также должно быть отнесено к антропогенному каналу.

1976), плотность продукции пашни и $P_а = 8$ т с. м./га·год и совпадает со средней плотностью продукции суши. Полное антропогенное потребление продукции пашни равно 0.5 $A_а = 3.4 \cdot 10^{12}$ Вт.

Площадь лугов и пастбищ $S_б = 3.6 \cdot 10^9$ га, чистая первичная продукция лугов и пастбищ $A_б = 1.1 \cdot 10^{10}$ т с. м./год или $6.6 \cdot 10^{12}$ Вт, плотность продукции $P_в = 3.0$ т с. м./год, что составляет 40% средней плотности продукции суши (Whittaker, 1975; Revelle, 1976). Полное потребление первичной продукции скотом на лугах и пастбищах с учетом вытаптывания и потерь оценим, следуя Ю. Одуму (1975), в 0.3 $A_б$, что совместно с антропогенным потреблением продукции пашни составляет

$$0.5A_а + 0.3A_б = 0.8A_а = 5.2 \cdot 10^{12} \text{ Вт}.$$

Современная пашня занимает место лучших высокопродуктивных лесов умеренной зоны, степей и саванн. Продуктивность лесов вдвое выше средней продуктивности пашни (Whittaker, 1975). Если предположить, что продуктивность земель современной пашни равнялась средней продуктивности лесов, то в антропогенный канал следует отнести исчезнувшую половину потенциальной продукции пахотных земель,[6] что вместе с 50% потребления современной продукции составит 1.5 $A_а = 1.0 \cdot 10^{13}$ Вт. Продукция современных лугов и пастбищ в результате перевыпаса в 2.7 раза ниже средней продукции суши и в 4.7 раза ниже средней продукции лесов, поэтому с учетом 30% потребления продукции современных лугов и пастбищ в антропогенный канал следует отнести минимум $(2.7-1+0.3)$ $A_б = 2A_б = 1.3 \cdot 10^{13}$ Вт и максимум $(4.7-1+0.3)$ $A_б = 4A_б = 2.6 \cdot 10^{13}$ Вт. Современные пашни, луга и пастбища при прекращении культивации, видимо, способны восстановить с течением времени величину продукции растительности, достигавшуюся в прошлом. Этого нельзя сказать о большинстве пустынь, необратимо разрушенных антропогенным воздействием. Учет исчезнувшей продукции пустынь мог бы еще увеличить антропогенную долю потребления потенциальной продукции биосферы.

б. Л е с а. Потребление древесины людьми в 1958 г. составляло $1.6 \cdot 10^9$, в 1969 г. — $2.2 \cdot 10^9$ (Duvigneaud, 1974; Whittaker, 1975), в 1979 г. — около $3.0 \cdot 10^9$ м³/год. Рост потребления древесины происходит со скоростью 3% в год. Цифра 1979 г. превосходит прирост древесины в эксплуатируемых лесах (Duvigneaud, 1974). Биомасса круглой древесины составляет около 60% вырубаемой биомассы леса. Средняя плотность древесины равна 0.6 т с. м./м³. При калорийности сухой массы, равной 4.5 ккал/г, для мощности потребления круглой древесины и всей вырубаемой биомассы леса в 1979 г. получаем соответственно $1 \cdot 10^{12}$ и $2 \cdot 10^{12}$ Вт. Прирост древесины равен 9% (Duvigneaud, 1974) чистой первичной продукции леса. Рубка леса соответствует изъятию прироста древесины только при сохранении сплошного растительного покрова. При сплошной рубке сплошной растительный покров восстанавливается через 5—6 лет (Duvigneaud, 1974; Likens et al., 1978), что составляет ~10% среднего времени воспроизводства леса $\tau \simeq 56$ лет (Duvigneaud, 1974), поэтому сплошная рубка с изъятием надземной биомассы соответствует изъятию ~30% чистой первичной продукции леса, что дает в антропогенный канал величину порядка $3 \cdot 10^{12}$ Вт. Эта оценка является нижней границей. Большинство первичных лесов после первой рубки уже никогда не достигают продукции девственных лесов, что особенно характерно для тропических лесов, расположенных на латеритных почвах, где главная часть биогенов сосредоточена не в почвах, а в биомассе леса. Процесс сокращения продукции лесных площадей связан также с заменой лесов пашнями, лугами и пастбищами.

Имеется существенное различие в освоении степных площадей естественного травостоя и леса. Степи и культурные земли имеют сравнимые значения биомассы, поэтому замена степи культурными землями

[6] Для биосферы не имеет значения, что происходит с изъятой долей продукции, которая может съедаться людьми, скотом, сжигаться, разлагаться редуцентами без возврата биогенов растительности или просто не производиться, как, например, под строениями.

может сопровождаться лишь изменением продукции. Средняя плотность биомассы леса составляет 340 т с. м./га и в 40 раз превосходит плотность биомассы культурных земель (Whittaker, 1975), поэтому рубка леса и замена девственных лесов вторичными лесами, пашней, лугами и пастбищами сопровождается невозобновляемым сокращением биомассы планеты, на 90% сосредоточенной в биомассе лесов. До развития земледелия леса занимали площадь $\sim 10^{10}$ га (Алпатьев, 1969), к середине нашего столетия их площадь сократилась до $5 \cdot 10^9$ га (Whittaker, 1975), в 1958 г., согласно инвентаризации ФАО (Duvigneaud, 1974), леса занимали площадь $4.4 \cdot 10^9$ га. В настоящее время площадь, покрытая лесами, составляет около $3 \cdot 10^9$ (Osara, 1979).

Изменение растительной массы суши B определяется уравнением вида (2)

$$\left.\begin{gathered} dB/dt = C - I, \quad I = I_н + A, \\ B\ (t = 1950\ \text{г.}) \simeq 2 \cdot 10^{12}\ \text{т с. м.} = 1.2 \cdot 10^{15}\ \text{Вт} \cdot \text{лет}, \end{gathered}\right\} \tag{12}$$

где $I_н$ и A — натуральное и антропогенное потребление, C — чистая первичная продукция суши, 1 Вт·год = 8.8 кВт·час. За 10^4 лет до середины нашего столетия площади, занятые лесами, и произрастающая на них растительная масса сократились вдвое. Следовательно, массу растительности Земли 10 тыс. лет назад можно оценить величиной $4 \cdot 10^{12}$ т с. м. С 1958 г. до настоящего времени площади, покрытые лесами, сократились с $\sim 4 \cdot 10^9$ до $3 \cdot 10^9$ га, т. е. на 10^9 га, что привело к сокращению массы деревьев на $3 \cdot 10^{11}$ т с. м. При переводе девственных лесов в режим непрерывной вырубки созревающего леса средняя биомасса леса сокращается вдвое при равномерном росте леса (треугольник вместо прямоугольника в распределении биомассы по времени в течение периода воспроизводства леса). С 1958 г. вырубки в эксплуатируемых лесах, имеющих площадь $\sim 1.5 \cdot 10^9$ га (Duvigneaud, 1974), возросли с половины до полного прироста древесины в этих лесах. Это возможно в том случае, если половину вырубок эксплуатируемых лесов дали вырубки давно созревших лесов. Следовательно, масса леса в эксплуатируемых лесах сократилась на $^1/_2\ 1.5 \cdot 10^9$ га $\cdot\ ^1/_2\ 340$ т/га $= 1.3 \cdot 10^{11}$ т с. м. В результате общее сокращение растительной массы леса за 20 лет составляет $4 \cdot 10^{11}$ т с. м. и происходит со скоростью $2 \cdot 10^{10}$ т с. м./год. Близкая цифра скорости сокращения растительной массы леса — $8 \cdot 10^9$ т/год углерода $= 1.8 \cdot 10^{10}$ т с. м./год — получена при более детальной оценке (Woodwell et al., 1978). Последняя цифра в 10 раз превосходит данные по потреблению круглой древесины и соответствует разности мощности продукции и потребления $C - I = -1.1 \cdot 10^{13}$ Вт. Эта разность может возникнуть за счет падения продукции леса либо увеличения антропогенной и натуральной доли потребления. Однако до антропогенного вмешательства продукция в точности равнялась натуральному потреблению, поэтому во всех случаях возникающую разность следует приписать антропогенному каналу.

В результате сжигания топлива и сокращения лесов значительное количество органического углерода переводится в углекислоту, которая накапливается в атмосфере и океане. За последние сто лет концентрация CO_2 в атмосфере увеличилась на 15—20% (Broecker et al., 1978). Это могло привести к увеличению продуктивности наземной и океанической растительности на такую же величину, ибо линейный рост продуктивности с увеличением концентрации CO_2 относительно атмосферной наблюдается в искусственных условиях у большинства водных и наземных растений (Лайск, 1977; Лархер, 1978). Как уже указывалось, продукция лесов в среднем вдвое выше продукции культурных земель. До начала столетия продукция лесов составляла главную часть продукции суши. Замена половины площади лесов вдвое менее продуктивными типами растительности привела к сокращению продукции суши на $\sim 20\%$, что могло в точности скомпенсироваться ростом продукции за счет увеличения концентрации атмосферной углекислоты. Поэтому результирующая продуктивность суши, по-видимому, не изменилась. Рост продуктивности откры-

того океана не компенсируется ростом гетеротрофного окисления в результате неизменности концентрации атмосферного кислорода. Отсюда следует, что возможный рост продуктивности океана под воздействием увеличения атмосферной углекислоты должен приводить к образованию стока атмосферной CO_2 в океан в виде органических осадков (Горшков, 1979).

Таким образом, в настоящее время чистая первичная продукция суши составляет величину $C \simeq 1 \cdot 10^{11}$ т с. м./год, или $6 \cdot 10^{13}$ Вт (11). Пища людей и скота и потребление круглого леса составляют $5 \cdot 10^{12}$ Вт, т. е. 8% продукции суши. Общее поступление современной чистой первичной продукции пашни, лугов, пастбищ и леса в антропогенный канал без учета изменения биомассы биосферы составляет $A = 0.8 \cdot 10^{13}$ Вт — 13% продукции суши, а при учете изменения биомассы биосферы

$$A = 1.6 \cdot 10^{13} \text{ Вт}, \tag{13}$$

т. е. 27% продукции суши и 17% продукции Земли.[7] В результате хозяйственной деятельности людей выключено из условий естественной возобновляемости 65% продукции суши (100% пашни, лугов и пастбищ, 60% продукции леса). С учетом исчезнувшей потенциальной продукции площадей пашни, лугов и пастбищ в антропогенный канал поступает минимум $2.7 \cdot 10^{13}$, максимум $5 \cdot 10^{13}$ Вт.

Совместно с использованием невозобновимых ресурсов ископаемого топлива $НЭ = 1.0 \cdot 10^{13}$ Вт (Hubbert, 1971; Broecker et al., 1978) человечество потребляет $A + НЭ = 2.6 \cdot 10^{13}$ Вт, или 6 кВт/чел., что в 60 раз превышает биологическое потребление пищи ($\sim$100 Вт/чел.).

Проделанный анализ позволяет описать характер изменения величины биосферных потоков энергии, протекающих через продуцентов и потребителей, и общей массы различных живых организмов за время существования человечества.

На рис. 2 изображено изменение потоков энергии, на рис. 3 — изменение биомассы. Пища людей $Л = 100\ N$ Вт, N — число людей («Народонаселение стран мира», 1978), пища людей и скота $ЛС = 5Л$ с начала возникновения пашни (Одум, 1975; Whittaker, 1975); A — полное антропогенное потребление от биосферы, включая $ЛС$ и переработку и сжигание древесины, соломы и мусора. Принято, что $A = 2Л + ЛС$ до 1900 г. в предположении, что энергозатраты на обогрев и приготовление пищи равны удвоенной калорийности пищи (Одум, 1975; Revelle, 1976); $РП$ — продукция освоенной части суши с разрушенными естественными потоками энергии (пашни, луга, пастбища, эксплуатируемые леса); $НЭ$ — потребление людьми невозобновимых запасов энергии ископаемого топлива (угля, нефти, газа) (Hubbert, 1971); $Б$ — чистая первичная продукция биосферы, $Б = C + O \simeq P + K + A$, C и O — чистая первичная продукция суши и океана, K и P — потребление консументов и редуцентов. Предположено, что крупные дикие позвоночные суши с живым весом больше 10 кг ($КПС$) лишены потоков потребления в области $РП$. Данные по изменению продукции и биомассы биосферы, суши и океана, потребления консументов и редуцентов получены на основании работ Whittaker (1975) и динамики сокращения лесов, описанной в тексте, в предположении, что соотношения продукции растительности, потребления консументов и биомассы в различных экосистемах остаются постоянными. Потребление диких растительноядных позвоночных суши принято равным 1% продукции суши (Golley, 1973; Одум, 1975). Биомасса позвоночных суши вычислена по их потреблению на основании данных об удельном потреблении позвоночных (Винберг, 1976) и составляет $\sim$1% биомассы консументов суши. Продукция позвоночных океана принята равной 10 совре-

[7] При учете изменения биомассы полное антропогенное потребление $A = I_а - dB/dt$, где $I_а = C - I_н$ — антропогенное потребление продукции суши. При вычислении (13) предполагалось, что потребление леса не дает вклада в $I_а$ и производится за счет члена dB/dt.

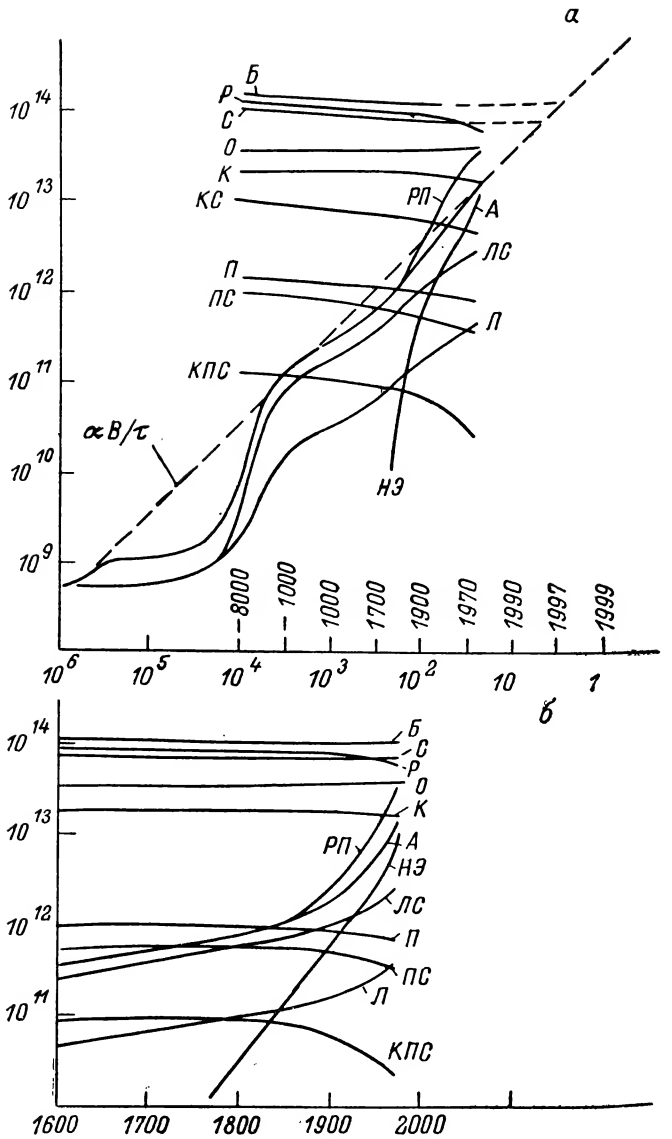


Рис. 2. Изменение продукции и потребления в биосфере.

Ось абсцисс: *а* (под осью) — значение $\tau=(2000-t)$ год в логарифмическом масштабе; *а* (над осью); *б* — время t в обычном летоисчислении; *по оси ординат* (*а*, *б*) — мощности потребления и продукции, Вт. *Сплошные линии* — первичная продукция: *Б* — биосферы, *С* — суши, *О* — океана, *РП* — освоенной людьми части суши; потребление: *Р* — редуцентов, *К* — консументов, *П* — диких позвоночных, *КС* — консументов суши, *ПС* — диких позвоночных суши, *КПС* — крупных диких позвоночных суши, *А* — полное антропогенное, *Л* — людей, *ЛС* — людей и скота. *Штриховая линия*: $A=\alpha_a B/\tau_a$, $\alpha_a=0.25$, $\tau_a=t_a-t$, $t_a=2000$ год, $B=1.2\cdot10^{15}$ Вт. лет — биомасса биосферы.

менным мировым уловам рыбы (Ryther, 1969; Mayer, 1976), биомасса позвоночных океана принята равной их годовой продукции (Duvigneaud, 1974).

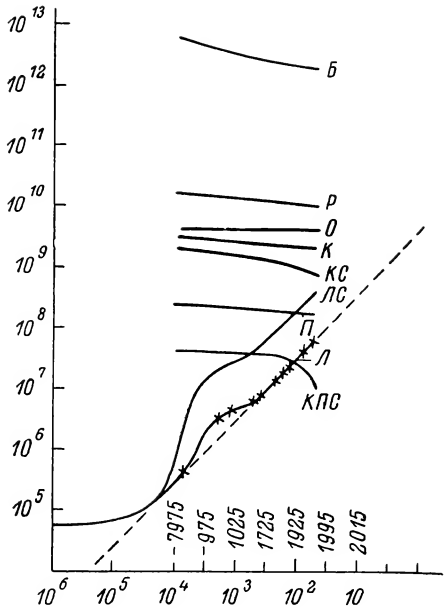
В устойчивой биосфере времена τ, в течение которых допустимо увеличение потребления до величины I по сравнению со средними значениями $\bar{I}$, определяются условием (4). Спустя время τ происходит либо падение величины потребления, либо изменение способов потребления, которое может привести к дальнейшему росту, но на протяжении уже меньшего периода времени. При $I \gg \bar{I}$ уравнение (4) принимает вид

$$\tau = \alpha T, \quad \alpha \ll I, \quad T = B/I \quad \text{или} \quad I = \alpha B/\tau. \tag{14}$$

Рис. 3. Изменение масс живых организмов в биосфере.

Обозначения те же, что и на рис. 2 для масс организмов.

По оси абсцисс снизу — $\tau = 2025 - t$ в логарифмическом масштабе, *сверху* — t; *по оси ординат* — массы организмов в единицах сухой массы, $Л = N \cdot 15$ кг (N — число людей — см. «Народонаселение стран мира», 1978), $ЛС = 6Л$, *штриховая линия* — уравнение линии $3 \cdot 10^9$ т·год/$\tau = Л$.



Рост народонаселения и антропогенного потребления со временем в последние тысячелетия имеет гиперболический характер (14). Штриховая кривая на рис. 2, аппроксимирующая рост полного антропогенного потребления растительной продукции биосферы A, описывается уравнением

$$A = \alpha_a B/\tau_a, \quad \tau_a = t_a - t, \quad \alpha_a = 0.25, \quad t_a = 2000 \text{ год}, \qquad (15)$$

где $B = 1.2 \cdot 10^{15}$ Вт·лет — биомасса биосферы, t—время в обычной шкале летоисчисления, α_a и t_a — параметры. Пищевое потребление людей $Л$, пропорциональное росту народонаселения, описывается аналогичным уравнением с $\alpha_Л = 0.02$ и $t_Л = 2025$ год (см. рис. 3). В силу обращения (15) в бесконечность при $t = t_a$ очевидно, что при подходе к точке $t = t_a$ должен изменяться характер роста. Например, относительная скорость роста населения и пищевого потребления людей $Л$ ограничена величиной биотического потенциала

$$k_Л = Л^{-1} dЛ/dt = Л/\alpha_Л B \leqslant k_{Л\max} \sim 0.04 \div 0.05 \text{ год}^{-1}.$$

Значение $k_Л \simeq 0.02$ год$^{-1}$ для мира в целом было достигнуто в прошедшем десятилетии («Народонаселение стран мира», 1978).

Автор благодарен Г. Г. Винбергу, В. Р. Дольнику, О. В. Заленскому, К. Я. Кондратьеву и Л. Е. Родину за обсуждения.

ЛИТЕРАТУРА

Алпатьев А. М. **1969**. Влагообороты в природе и их преобразование. Л.

Будыко М. И. **1977**. Глобальная экология. М.

Вальтер Г. **1968**. Растительность земного шара, 1. М.

Винберг Г. Г. **1976**. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных. Журн. общ. биол., 37, 56.

Горшков В. Г. **1979**. Роль биоты суши и океана в глобальном углеродном балансе. Тр. семинара «Математическое моделирование углеродного цикла в системе атмосфера—океан—биосфера», ГГО им. А. И. Воейкова; Препринт ЛИЯФ № 534.

Иванов А. **1978**. Введение в океанографию. М.

Лайск А. Х. **1977**. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений. М.

Лархер В. **1978**. Экология растений. М.

Ленинджер. А. **1976**. Биохимия. М.

Львович М. И. **1974**. Мировые водные ресурсы и их будущее. М.

Народонаселение стран мира. **1978**. Ред. Б. П. Урланис. М.

Ничипорович А. А. **1977**. Теория фотосинтетической продуктивности растений. Физиол. раст., 3, 2.

Одум Ю. **1975**. Основы экологии. М.

Родин Л. Е., Н. И. Базилевич, П. И. Розов. **1974**. Продуктивность растительного покрова Земли. Человек и среда обитания. Л.

Brody S. **1945**. Bioenergetics and Growth. N. Y.

Broecker W. S., T. Takahashi, H. T. Simpson, T. H. Peng. **1978**. The fate of fossil fuel CO_2: can the global carbon Budget be balanced? Proc. Sov. Amer. Symp. on CO_2.

Bunt J. S. **1975**. Primary productivity of marine ecosystems. In: Primary production of the biosphere. Ed. by H. Lieth, R. Whittaker. Springer Verlag.

Duvigneaud P. **1974**. La synthese ecologique. Paris.

Golley F. B. 1973. Impact of small mammals on primary production. In: Ecological energetics of homeotherms. Ed. by J. A. Gessaman. U. S. Univ. Press.
Hemmingsen A. M. 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution. Rept. Steno, Memor. Hospital Nordisk Insulinlab., 9, 2. Copenhagen.
Hubbert M. K. 1971. The Energy resources of the Earth. Sci. Am., 224, 61.
Lieth H. 1975. Primary productivity of mayor vegetation units of the world. In: Primary production of the biosphere. Ed. by H. Lieth, R. Whittaker. Springer Verlag.
Likens G. E., F. H. Bormann, R. S. Pierce, W. A. Reiners. 1978. Recovery of a deforested ecosystem. Science, 199, 492.
Mayer J. 1976. The dimensions of human hunger. Sci. Am., 235, 4.
Osara N. A. 1979. Trends and prospects of the world forests as renewable resources. IVBS, XX General Assembly, Helsinki 19—27 Aug. 1979.
Platt I., D. V. S. Rao. 1975. Primary production of marine microphytes. In: Photosynthesis and productivity in different environment. Ed. by I. P. Cooper. Cambridge Univ. Press.
Revelle R. 1976. The resources available for agriculture. Sci. Am. 165, 235.
Rosenzweig M. L. 1968. Net primary production of terrstrial communities. Amer. Nat., 102, 67.
Ryther J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science, 166, 72.
Whittaker R. H. 1975. Communities and Ecosystem. Macmillan Pub. Co.
Woodwell G. M., R. H. Whittaker, W. A. Reiners, G. E. Likens, C. C. Pelwiche, D. B. Botkin. 1978. The biota and world carbon Budget. Science, 199, 141.
Zelitch I. 1975. Improving the efficiency of Photosynthesis. Science, 188, 626.

Институт ядерной физики
им. Б. П. Константинова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 XII 1978.

SUMMARY

The biospheric energy flows on the autotrophic and heterotrophic levels have been studied. Maximum fluctuations of the energy flows which do not change the biospheric stationarity, are determined. On the basis of the physical, chemical, and meteorological data for the atmosphere and the ocean the estimation of the quantity and the character of the biospheric production midifications have been given. The antropogeneous biospheric energy flows are observed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 584.84 : 582.734

Л. И. Сальникова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПОБЕГОВ *SORBUS AUCUPARIA, S. GORODKOVII* И *S. SIBIRICA (ROSACEAE)*

L. I. SALNIKOVA. COMPARATIVE ANATOMY OF THE SHOOTS OF *SORBUS AUCUPARIA, S. GORODKOVII* AND *S. SIBIRICA (ROSACEAE)*

В анатомическом строении однолетних и трехлетних побегов выявлен ряд признаков, отличающих три близких вида — *Sorbus aucuparia, S. gorodkovii* и *S. sibirica*. Самым надежным из них является число и распределение в сердцевине клеток с утолщенными оболочками.

Анатомическое строение древесины многолетнего ствола широко используется в систематике растений (Тахтаджян, 1948, 1964; Яценко-Хмелевский, 1948; Metcalfe, Chalk, 1950, и мн. др.). О значении этих исследований ярко свидетельствует тот факт, что в ряде порядков двудольных растений была обнаружена гомоксилярность, а в древесине сережкоцветных растений — специализированные элементы. Это позволило решить вопрос о том, какие порядки ныне живущих покрытосемянных наиболее древние.

Ввиду того, что в Гербариях чаще хранятся одно-трехлетние побеги, поиски систематических признаков проводились на них; кроме того, в этих побегах иногда сохраняются анцестральные признаки, которые с возрастом исчезают. Успешное использование в целях систематики анатомического строения одно- и двулетних побегов древесных растений доказано рядом работ (Василевская, 1944; Ашуров, 1966, 1974; Лотова, 1966; Быкова, 1967; Шавров, 1967; Джумабаева, 1978).

Выбор в качестве объектов нашего исследования *Sorbus aucuparia* L., *S. gorodkovii* Pojark. и *S. sibirica* Hedl. вызван давним спором между систематиками о самостоятельности двух последних видов (Сальникова, 1980).

Материал для исследования был собран автором в июле —августе 1978 г. в окрестностях городов Тюмени и Новосибирска, а также на Научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) «Отрадное» в июне 1979 г. (*S. sibirica*); в мае 1979 г. — в Старом Петергофе Ленинградской обл. (*S. aucuparia*) и в Полярно-альпийском ботаническом саду г. Кировска Мурманской обл. (*S. gorodkovii*).

Срезали по два побега с пяти деревьев 3—3.5 м высотой 20—25-летнего возраста. Изучали в июле—августе закончившие рост побеги, а в мае следующего года — побеги, еще не вышедшие из состояния покоя. Поперечные и радиальные срезы середины четвертого меджоузлия (считая от верхушки) одно- трехлетнего побега приготовляли бритвой от руки. Одревеснение оболочек клеток обнаруживали с помощью реакции флороглюцин+соляная кислота. Схемы поперечных срезов меджоузлия зарисованы с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении микроскопа 5×1. Измерения анатомических показателей для каждого вида проведены окуляр-микрометром на 5—10 препаратах в 10-кратной пов-

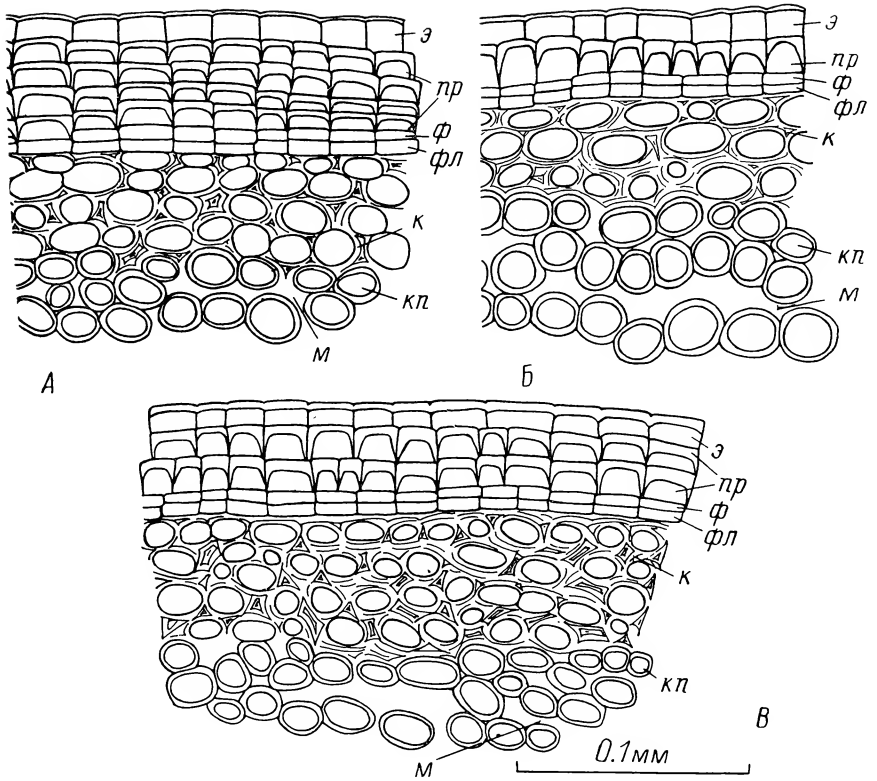


Рис. 1. Строение перидермы и периферической части первичной коры 4-го междоузлия однолетних побегов.

А — Sorbus aucuparia, Б — S. gorodkovii, В — S. sibirica.
э — эпидерма, *пр* — пробка, *ф* — феллоген, *фл* — феллодерма, *к* — колленхима, *кп* — коровая паренхима, *м* — межклетники.

торности. Площадь межклетников определяли по рисункам на миллиметровой бумаге.

Sorbus aucuparia. Анатомическое строение стебля изучали на побегах, срезанных с деревьев, растущих в Ленинградской обл., и по гербарному образцу из южной точки его ареала (Кавказ, долина р. Цейдон, экскурсия 1910 г.).

Сведения по анатомическому строению древесины многолетнего ствола рябины обыкновенной приведены в работах A. Burgerstein (1898), А. Ф. Гаммерман с соавторами (1946), С. А. Туманян (1949), Э. Ц. Габриэлян (1954, 1978), В. Е. Вихрова (1959), М. У. Умарова (1973); публикаций по анатомии молодых побегов этого вида нами не найдено.

Однолетние побеги *S. aucuparia* красноватые, 10—25 см длиной, число листьев на побеге 3—7, наиболее часто — 7. Перидерма сформированного однолетнего побега 6—7-слойная. Эпидерма сохраняется частично. Клетки пробки в числе 3—4 с сильно утолщенными наружными оболочками (рис. 1, *А*). Клетки первого (наружного) слоя пробки крупнее остальных. Феллодерма прослеживается не по всей окружности поперечного среза стебля. Заложение феллогена — эпидермальное. Этот признак характерен для рода *Sorbus*. У других представителей сем. *Rosaceae* (род *Rubus*) феллоген может возникать из перицикла (Шамбетов, 1958; Журкина, 1967). Эпидермальное заложение феллогена не влечет омертвения тканей первичной коры (Шамбетов, 1958).

Первичная кора состоит из 12—16 рядов клеток с утолщенными оболочками, из них 4—5 рядов — пластинчатая колленхима. Ширина первичной коры достигает 360 мкм. Клетки коровой паренхимы вытянуты в тангентальном направлении, что обусловлено значительным годичным

Признаки анатомического строения междоузлия одно-трехлетних побегов *Sorbus aucuparia*, *S. gorodkovii* и *S. sibirica*

Вид	Диаметр стебля, мм		Число слоев пробки		Кора				Луб	
					число слоев клеток по радиусу		площадь межклетников, %		число групп первичных лубяных волокон	
	$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$								
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Sorbus aucuparia	3.1±0.09	3.8±0.1	3—4	6—8	12—16	12—15	1—7	1—4	18—30	26—28
Sorbus sibirica	2.9±0.05	5.8±0.5	2	3	12—19	14—15	2—5	2—4	29—35	38—40
Sorbus gorodkovii	2.8±0.07	4.5±0.3	1	3	13—14	14—16	6—17	3—8	22—37	19—32

Продолжение

Вид	Древесина		Частота радиальных лучей		Сердцевина					
					диаметр, мкм		число клеток			
	тип (по распределению сосудов)	число слоев клеток по радиусу			$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	по диаметру сердцевины		с утолщенными оболочками в сердцевине	
		А	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Sorbus aucuparia	Рассеянно-сосудистая и с тенденцией к кольцесосудитости	21—43	2—20	3—16	1150±50.7	1121±19.8	27—38	27—38	30—50	35—42
Sorbus sibirica	То же	16—32	2—14	3—10	1127±55.2	1281±23.5	22—35	23—35	10—45	130—200
Sorbus gorodkovii	Рассеянно-сосудистая	10—17	2—6	3—8	1052±49.5	1205±20.6	28—37	28—37	70—160	110—170

Примечание. M_1 — средняя арифметическая при $n = 10$, m_1 — ошибка средней арифметической, M_2 — средняя арифметическая при $n = 5$, m_2 — ошибка средней арифметической. *А* — 1 год, *Б* — 3 года.

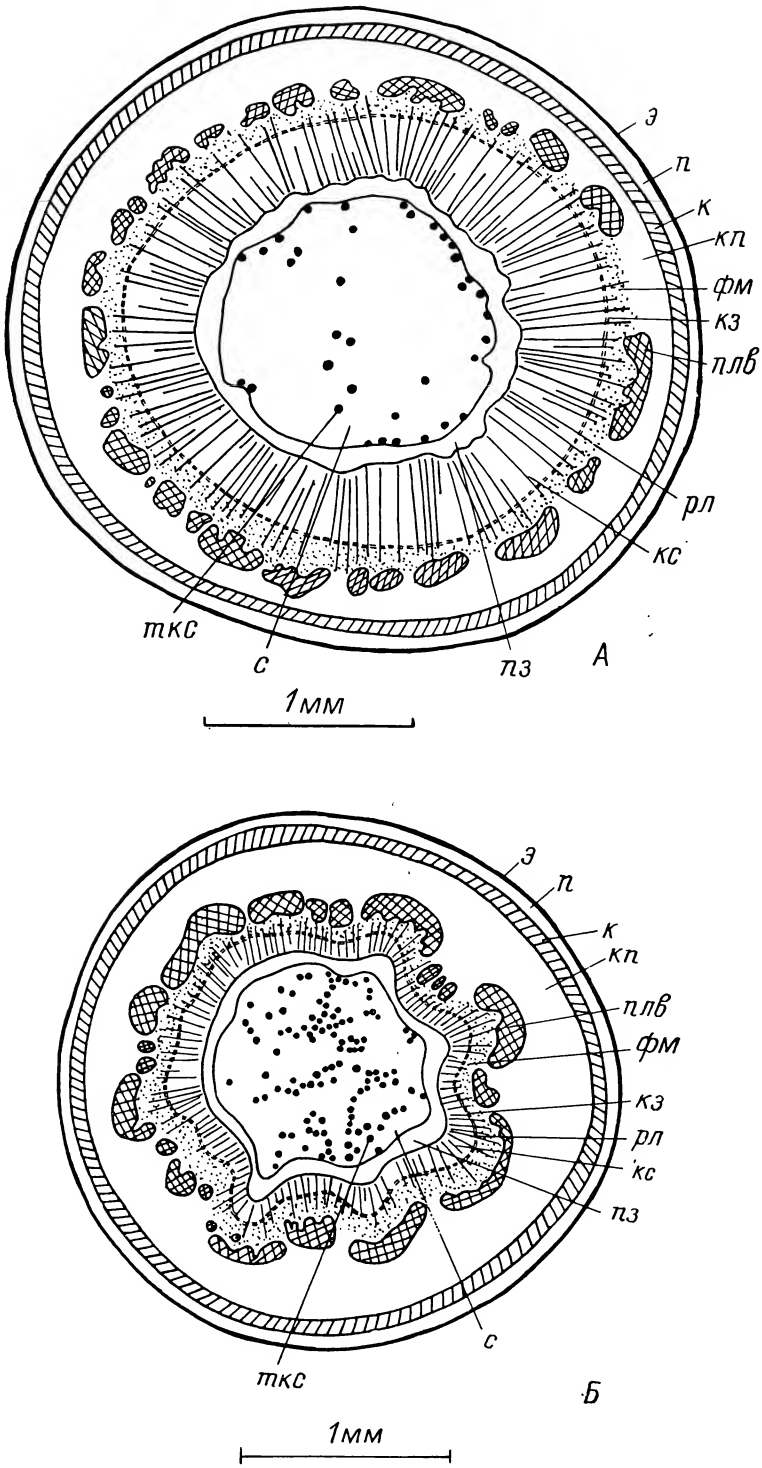


Рис. 2. Схема поперечного среза 4-го междоузлия однолетних побегов.

п — перидерма, *фм* — флоэма, *кз* — камбиальная зона, *плв* — первичные лубяные волокна, *рл* — радиальные лучи, *кс* — ксилема, *пз* — перимедуллярная зона, *с* — сердцевина, *ткс* — толстостенные клетки сердцевины. Остальные обозначения, как на рис. 1.

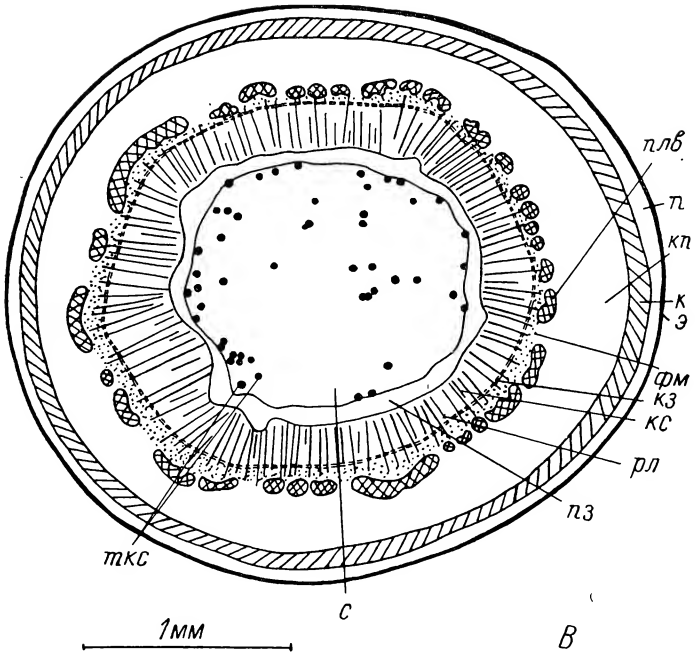


Рис. 2 (*продолжение*).

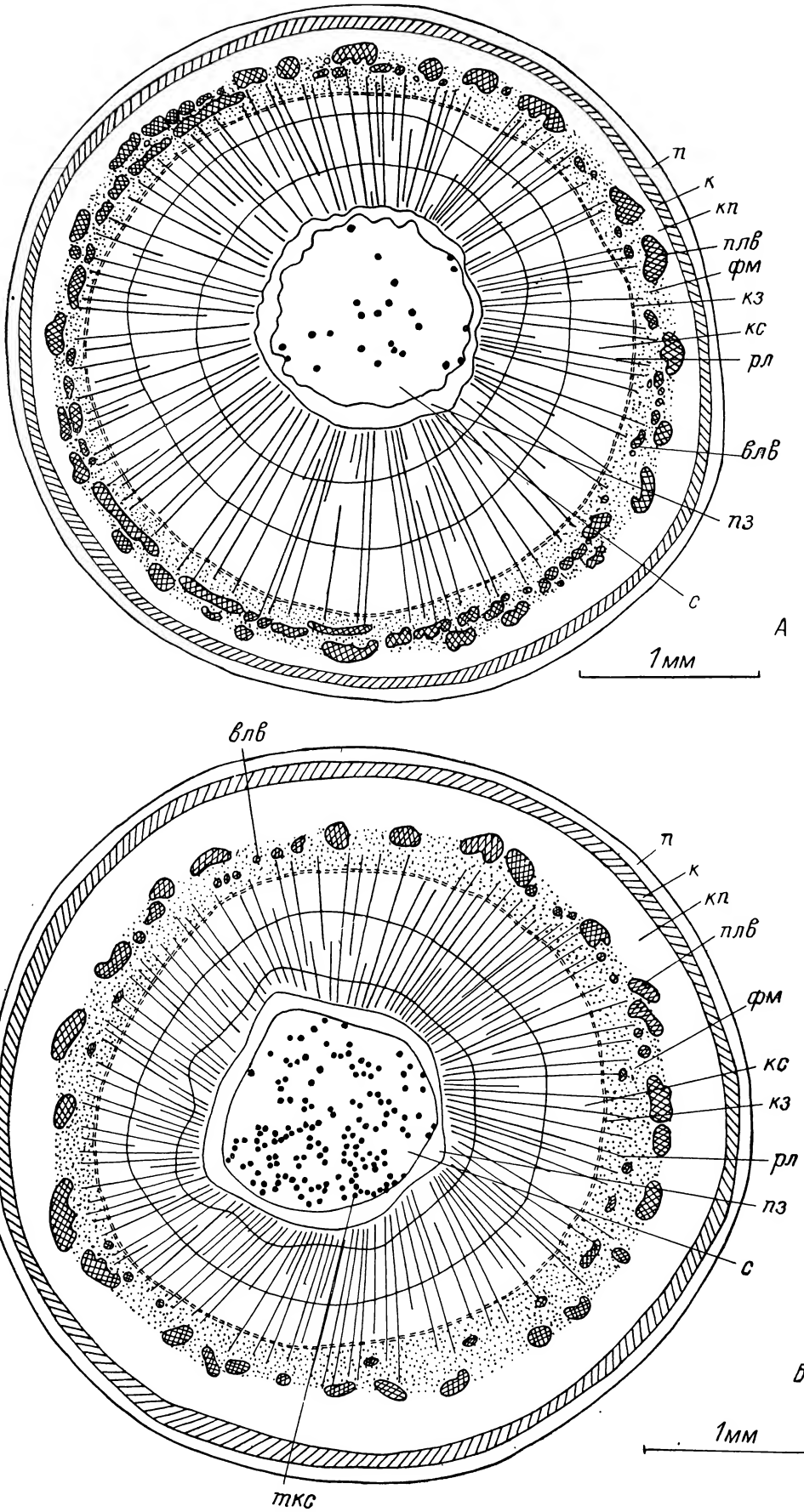
приростом древесины (см. таблицу). Площадь межклетников в коре составляет 1—7%.

К периферии от проводящих элементов флоэмы расположены группы первичных лубяных волокон в числе 18—30. Они образуют почти сплошное кольцо, расстояние между группами — 2—3 ряда паренхимных клеток. Камбиальная зона в покоящемся состоянии имеет 5—6 слоев клеток.

Древесина рассеянно-сосудистая (большинство просветов сосудов одиночные), со скудной диффузной древесинной паренхимой и узкими, 1—2-, реже 3-рядными лучами. Радиальные лучи прямые, встречаются через 2—20 элементов древесины. По этим признакам древесина однолетнего побега не отличается от древесины многолетнего ствола. У некоторых побегов в древесине прослеживается тенденция к кольцесосудистости. По направлению к границе годичного слоя диаметр сосудов уменьшается от 27 до 13 мкм. Очертания сосудов на поперечном срезе округло-угловатые, оболочки тонкие. Механические элементы древесины представлены волокнистыми трахеидами (Габриэлян, 1954). Перимедуллярная зона хорошо выражена и состоит из 2—3 слоев клеток с одревесневающими оболочками.

Ширина сердцевины — 1150 мкм, она имеет 27—38 клеток по диаметру, гетерогенная. Гетерогенность сердцевины отмечена для других родов семейства розановых (Быкова, 1967; Ашуров, 1974; Фам ван Нанг, 1976). У *Sorbus aucuparia* она состоит из четырех типов клеток: тонкостенные крупные — в диаметре до 76 мкм — и мелкие — 13—15 мкм (последние часто с друзами); с утолщенными, пронизанными порами оболочками — крупные и мелкие. Толстостенные клетки одиночные, реже в группах по 2—3, располагаются в области перимедуллярной зоны и в центре сердцевины в числе 30—50. Особенно хорошо эти клетки видны после того, как их оболочки пропитываются дубильными веществами и одревесневают (рис. 2, *А*).

Строение однолетних побегов *S. aucuparia* из разных точек ареала сходно (Ленинградская обл. и Кавказ), однако диаметр сердцевины у побегов с Кавказа в 2 раза больше, чем из Ленинградской обл., но число клеток по диаметру примерно одинаковое. Увеличение диаметра серд-


п
к
кп
плв
фм
кз
кс
рл
влв
пз
с
А
1мм
влв
п
к
кп
плв
фм
кс
кз
рл
пз
с
Б
1мм
ткс

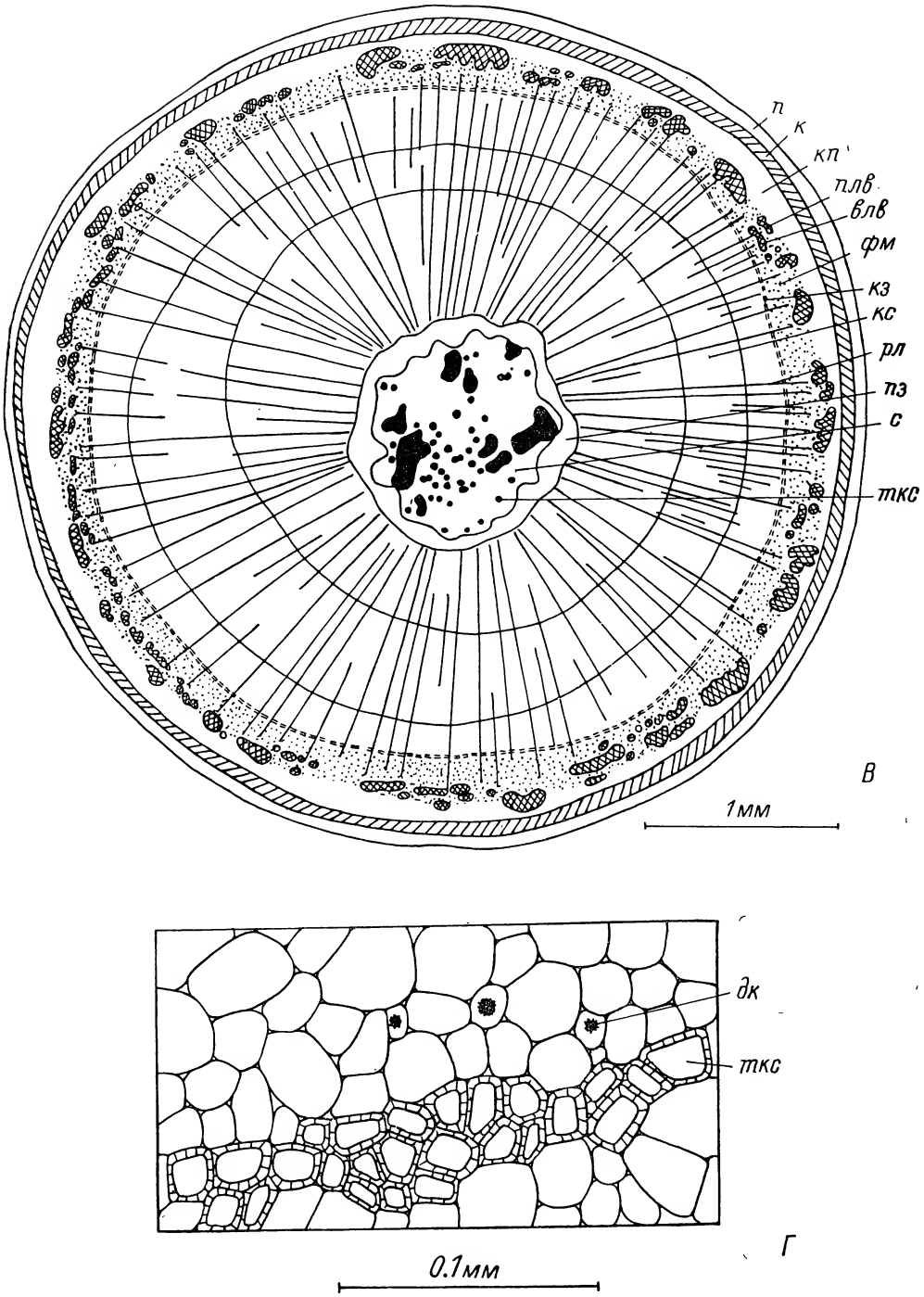


Рис. 3. Схема поперечного среза 4-го междоузлия трехлетних побегов.

Г — S. sibirica.

влв — вторичные лубяные волокна, *дж* — клетки с друзами. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

цевины достигается ее крупноклетностью. Толстостенные клетки *S. aucuparia* с Кавказа имеют до 90 мкм в диаметре.

Соотношение тканей в трехлетнем побеге *S. aucuparia* по сравнению с однолетним несколько изменяется (см. таблицу). Утолщается перидерма, она сложена 8—10 слоями, из них 6—8 слоев пробки. Радиус первичной коры уменьшается в результате сдавливания ее клеток и увеличения их

тангентального диаметра. Число групп лубяных волокон первичного происхождения — 26—28. Вторичные лубяные волокна расположены в 1—2 круга, мелкие, многочисленные (рис. 3, *А*). В сердцевине с возрастом заметно увеличивается толщина оболочек у толстостенных клеток, достигая 13—15 мкм.

S. gorodkovii. Анатомическое строение однолетнего побега изучали Е. В. Шлякова (1959) [1] и Л. А. Шавров (1967).

Однолетние побеги *S. gorodkovii* 9—25 см длиной, с 3—7 листьями, коричневатые; дву-трехлетние — со свинцовым отливом, блестящие. Эта особенность обусловлена сохраняющейся эпидермой.

Перидерма однолетнего побега состоит из трех рядов клеток, пробковой ткани — один слой (рис. 1, *Б*). В мае второго сезона жизни побега клетки пробки были живые, крупные, с сильно утолщенными внешними оболочками. Малая мощность перидермы однолетних побегов позволяет предположить, что их зимостойкость не связана с этим признаком. У многолетних побегов пробковая ткань имеет до 13—14 слоев клеток (Шавров, 1972).

Клетки первичной коры в отличие от клеток *S. aucuparia* сохраняют округлую форму. Это связано с малым приростом древесины (см. таблицу). Ширина коры — 270—450 мкм, она состоит из 13—14 слоев клеток. Площадь межклетников в коровой паренхиме больше, чем у *S. aucuparia*, — 6—17%. Это адаптивный признак в условиях Кольского Севера, так как кристаллы льда, образуясь в межклетниках, не повреждают протопласта клеток (Lidforss, 1907). Часть клеток паренхимы заполнена дубильными веществами и друзами. Число групп лубяных волокон — 22—37, несколько больше, чем у *S. aucuparia*. Камбиальная зона имеет 4—5 слоев клеток.

Древесина рассеянно-сосудистая, диаметр сосудов ранней и поздней древесины примерно одинаковый — 13—18 мкм, что связано с коротким периодом роста побегов, активность верхушечных меристем которых заканчивается к концу июня (Шавров, 1967). Короткий период роста, по всей вероятности, — главная особенность этого вида, обеспечивающая его высокую зимостойкость. Годичный прирост древесины составляет 153 мкм. Радиальные лучи у *S. gorodkovii* встречаются чаще, чем у *S. aucuparia*, — через 2—6 элементов древесины. По диаметру сердцевины эти виды сходны (см. таблицу).

Е. В. Шлякова (1959) отмечает в сердцевине *S. gorodkovii* наличие трех типов клеток — выделительные, механические и тонкостенные. Содержимое клеток, которые Шлякова называет выделительными, с возрастом постепенно разрушается, а их оболочки пропитываются дубильными веществами и одревеснеют. Исследование сердцевины однолетних и трехлетних побегов позволяет выявить четыре типа клеток — тонкостенные крупные и мелкие (часто с друзами) и толстостенные крупные и мелкие с одревеснеющими оболочками. Число клеток с утолщенными оболочками в сердцевине *S. gorodkovii* во много раз превышает таковое у *S. aucuparia*, на поперечном срезе их 70—160 (рис. 2, *А*, *Б*). Толстостенные клетки большей частью одиночные, располагаются в центре сердцевины.

Однолетний побег *S. gorodkovii* по сравнению с *S. aucuparia* характеризуется однослойной пробкой, большей частотой радиальных лучей, малым приростом древесины, значительно большим числом клеток с утолщенными оболочками в сердцевине.

Трехлетний побег *S. gorodkovii* покрыт 5-слойной перидермой, из которых 3 слоя занимает пробка. Клетки первичной коры сохраняют округлую форму. Площадь межклетников значительна — 3—8%. Два слоя лубяных волокон вторичного происхождения располагаются в более мелких группах по сравнению с *S. aucuparia* (рис. 3, *А*, *Б*). Число клеток с утол-

---

[1] Научный отчет Е. В. Шляковой по теме «Морфология и развитие местных растений в различных экологических условиях» (1959) хранится в архиве Полярно-альпийского ботанического сада (г. Кировск).

щенными оболочками, расположенными в центре сердцевины, сохраняется (см. таблицу).

S. sibirica. Однолетние побеги красновато-кремовые, 6—28 см длиной, число листьев на побеге 3—9, наиболее часто — 7. Перидерма однолетнего побега состоит из 4 рядов клеток, пробковой ткани — 2 слоя. Эпидерма сохраняется (рис. 2, *В*).

Первичная кора имеет 12—19 рядов клеток, из них 3—4 слоя — пластинчатая колленхима. Площадь межклетников в коре — 2—5%. Клетки коровой паренхимы, как и у *S. gorodkovii*, сохраняют округлую форму. Ширина коры — 279—315 мкм. В клетках коровой паренхимы встречаются друзы. Группы первичных лубяных волокон в числе 29—35, расположены через 2—3 ряда паренхимных клеток. Камбиальная зона состоит из 5—6 слоев клеток. Годичный прирост древесины составляет 16—32 ряда клеток. Радиальные лучи встречаются через 2—14 элементов древесины. Перимедуллярная зона шириной в 2—3 клетки. Ширина сердцевины — 1127 мкм, число клеток по ее диаметру — 22—35. В центре сердцевины и в области перимедуллярной зоны можно насчитать 10—45 клеток с утолщенными оболочками. Толщина оболочки 2—3 мкм, они слабее пропитываются дубильными веществами по сравнению с *S. aucuparia* и *S. gorodkovii*. Мелких клеток с друзами до 38.

По признакам анатомического строения однолетнего побега *S. sibirica* занимает промежуточное положение между *S. aucuparia* и *S. gorodkovii*. Однолетние побеги *S. sibirica*, собранные в окрестностях Тюмени, Новосибирска и на Научно-опытной станции БИНа «Отрадное», по своему строению сходны.

Строение трехлетнего стебля следующее. Перидерма 5-слойная, пробковой ткани — 3 ряда клеток. Площадь межклетников составляет 2—4%. Строение сердцевины трехлетнего стебля *S. sibirica* отличается от двух других видов. Бросаются в глаза большие скопления клеток с утолщенными оболочками, расположенные группами или цепочками по всей сердцевине (рис. 3, *Г*). Их насчитывается от 130 до 200 и более (рис. 3, *В*).

Изучение радиальных срезов выявило, что исследуемые рябины отличаются по строению первичной древесины. Она развита слабо. Первичная древесина отличается от вторичной меньшим диаметром трахеальных элементов и большей их длиной, а также расположением вокруг них паренхимных клеток, тогда как во вторичной древесине дифференцированы радиальные лучи. У *S. gorodkovii* и *S. sibirica* протоксилема сложена 1—2 спиральными трахеидами, у *S. aucuparia* встречаются типичные лестничные трахеиды. В метаксилеме *S. aucuparia* и *S. gorodkovii* имеется 1—2 сосуда с лестничными перфорациями (число перекладин 4—14) у рябины сибирской они крайне редки. Это связано, по-видимому, с ранним началом у нее вторичного роста. Таким образом, сосуды с лестничными перфорациями встречаются у изучаемых видов рябины только в метаксилеме.

Анатомическое строение вторичной древесины одно-и трехлетних побегов исследуемых видов характеризуется общими признаками: сосуды со спиральными утолщениями и простыми перфорациями, поры на боковых стенках сосудов супротивные и очередные, отверстия их щелевидные; радиальные лучи слабогетерогенные, одни клетки квадратные, а другие такой же ширины, но их высота в 2 раза меньше высоты первых. Изученные виды отличаются строением пор на боковых стенках сосудов. У *S. sibirica* внутренние отверстия пор пересекаются, у *S. aucuparia* и *S. gorodkovii* они крайне редки, обычно одно узкое отверстие поры доходит до границы окаймления или немного выходит за него.

Проведенное сравнение анатомического строения одно- и трехлетних побегов рябины обыкновенной, рябины Городкова и рябины сибирской позволяет сделать следующие выводы.

1. Однолетние и трехлетние побеги *S. aucuparia*, *S. gorodkovii* и *S. sibirica* имеют общие признаки строения: эпидермальное заложение феллогена, крупноклетность первого (наружного) слоя пробковой ткани, почти сплошное кольцо лубяных волокон первичного происхождения,

1—2-, реже 3- рядные радиальные лучи, хорошо выраженную перимедуллярную зону, гетерогенную сердцевину.

2. Побеги рябины Городкова отличаются от побегов рябины обыкновенной наличием однослойной пробковой ткани, большей площадью межклетников в первичной коре и округлой формой ее клеток, значительно меньшим приростом древесины и большей частотой радиальных лучей. По названным признакам рябина сибирская ближе к рябине обыкновенной.

3. Число и расположение в сердцевине клеток с утолщенными оболочками — наиболее ценный диагностический признак. Пропитанные дубильными веществами, их оболочки создают отчетливый рисунок, позволяющий различать три исследованных близких вида. Так, у трехлетних побегов рябины обыкновенной на площадь сердцевины приходится в 3—4 раза меньше клеток с утолщенными оболочками, чем у двух других видов; наибольшее их число у рябины сибирской, а в сердцевине однолетних побегов — у рябины Городкова.

4. Существенные отличия в строении одно- и трехлетних побегов одного и того же вида из разных точек ареала не обнаружены.

5. Проведенное исследование, как и изучение плодов (Сальникова, 1980), свидетельствует в пользу самостоятельности трех спорных в систематическом отношении видов рода *Sorbus*.

Я искренне благодарю В. К. Василевскую и А. А. Яценко-Хмелевского, оказавших мне большую помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

А ш у р о в А. А. (1966). Анатомические исследования однолетних побегов дикорастущих плодовых Таджикистана. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 1. — А ш у р о в А. А. (1974). Анатомические особенности строения однолетних побегов дикорастущих вишен Таджикистана. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 4. — Б ы к о в а Н. Б. (1967). Анатомическое строение побегов некоторых видов *Amygdalus*. Бот. ж., 52, 4. — В а с и л е в с к а я В. К. (1944). Распределение дубильных веществ у видов тамариска. Тр. Туркм. фил. АН СССР, 5. — В и х р о в В. Е. (1959). Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М. — Г а б р и э л я н Э. Ц. (1954). Строение древесины основных кавказских видов р. *Sorbus*. Изв. АН АрмССР, сер. биол. и с.-х. наук, 7, 4. — Г а б р и э л я н Э. Ц. (1978). Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван. — Г а м м е р м а н А. Ф., А. А. Н и к и т и н, Т. Л. Н и к о л а е в а. (1946). Определитель древесин по микроскопическим признакам. М.; Л. — Д ж у м а б а е в а Ш. Б. (1978). Ритм сезонного развития, морфологическое и анатомическое строение органов побега некоторых видов древесных растений, используемых для озеленения Караганды. Автореф. канд. дис. Л. — Ж у р к и н а Л. А. (1967). Некоторые данные о формировании перидермы у *Rubus idaeus* L. Бот. ж., 52, 3. — Л о т о в а Л. И. (1966). О некоторых анатомических особенностях развития побегов яблони. Вестн. МГУ, сер. биол., почвов., 3. — С а л ь н и к о в а Л. И. (1980). Сравнительная анатомия перикарпия и спермодермы *Sorbus aucuparia* L., *S. gorodkovii* Pojark. и *S. sibirica* Hedl. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. М. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л. — Т у м а н я н С. А. (1949). К анатомической характеристике рода *Sorbus* . Тр. Инст. леса АН СССР, 4. — У м а р о в М. У. (1973). Анатомическое строение некоторых высокогорных древесных растений Восточного Кавказа. Автореф. канд. дис. Л. — Ф а м в а н Н а н г. (1976). Сравнительно-анатомическое изучение листа и однолетнего стебля видов р. *Crataegus* L. Автореф. канд. дис. Ташкент. — Ш а в р о в Л. А. (1967). Приспособительные черты в строении годичных побегов основных лиственных древесных Хибинских гор. В кн.: Интродукция растений на Полярный Север. Л. — Ш а в р о в Л. А. (1972). К вопросу о факторах, влияющих на зимостойкость интродуцированных древесных растений на Кольском полуострове. В кн.: Пробл. бот. и почв. исследов. на Кольском Севере. Апатиты. — Ш а м б е т о в С. Ш. (1958). Вторичные структурные изменения в коре годичных побегов некоторых древесных растений. Тр. молод. научн. работн. АН КиргССР. — Я ц е н к о - Х м е л е в с к и й А. А. (1948). Принципы систематики древесин. Тр. БИН АН АрмССР, 5. — B u r g e r s t e i n A. (1898). Xylotomisch-systematische Studien der Pomaceen. Sitzungber. Acad. Wiss., 107, 1, 1. — L i d f o r s s B. (1907). Die Wintergriine Flora, Lunds Un-ts, Arsskrift, n. f., 2, 2, 13. — M e t c a l f e C., L. C h a l k. (1950). Anatomy of the *Dicotyledones*, 1—2.

Ленинградский государственный университет.

Получено 24 VII 1979.

УДК 580.824 : 581.44.582.736/.739

Е. П. Жоголева

АНАТОМИЯ УЗЛА *ONOBRYCHIS GRANDIS (FABACEAE)*

E. P. ZHOGOLEVA. NODAL ANATOMY OF *ONOBRYCHIS GRANDIS (FABACEAE)*

Анатомическое изучение анатомии узла *Onobrychis grandis* показало, что листовой след у него семипучковый семилакунный, но иногда бывают исключения. В таком случае медианный листовой след входит в центральный цилиндр побега не одним, а тремя проводящими пучками, а весь листовой след получается девятипучковый семилакунный.

В настоящее время для целей систематики и филогении растений довольно часто используются анатомические признаки, такие как строение черешка и узла (Watari, 1934; Скворцова, 1960; Зубкова, 1965, 1975; Кикнадзе, 1965; Тахтаджян, 1966; Жоголева, 1971, 1974; Дюгаева, 1976, и др.). Многие авторы считают, что строение черешка и узла для таких крупных таксонов, как порядок и семейство, является константным, но некоторые исследователи указывают на варьирование структуры узлов в пределах одного рода и даже вида (Post, 1958; Завалишина, 1966; Kato, 1966; Mirsa, 1966; Шабес, 1976а, б, и др.). В связи с этим накопление дополнительных сведений о строении рахиса и узла отдельных групп растений может представлять большой интерес для систематики и филогении.

Целью нашей работы было изучение узла побега *Onobrychis grandis* Lipsky. Растения собирали в бассейне р. Варзоб, в ущелье Кондара. Узлы средней части побега, и листья фиксировали в смеси FAA. Постоянные препараты готовили по общепринятой анатомической методике.

Onobrychis grandis — это многолетнее, до 1 м выс., красивоцветущее растение. Листья непарноперистые, нижние 20—50, верхние 10—30 см дл., с 5—11 парами листочков; листочки 1.5 (2.5—6) 6.5 см дл. и 1.2—3 (3.5) см шир., с прилистниками (Абдусалямова, 1978). Структура узла в первую очередь характеризуется числом проводящих пучков, составляющих листовой след. В связи с этим в изучении нодальной анатомии побега первостепенный интерес представляет строение проводящего аппарата в рахисе сложного листа. При изучении листа *O. grandis* мы хотели проследить, каким образом складывается в рахисе система листового следа, внедряющегося затем в узлах в центральный цилиндр стебля.

На срезе, сделанном в апикальной части рахиса, можно наблюдать один крупный проводящий пучок, окруженный паренхимными клетками с неодревеснevшими оболочками. Бóльшая часть их заполнена дубильными веществами. На очень коротком участке рахиса этот пучок разбивается на пять, из которых наиболее крупным является медианный проводящий пучок (рис. 1, *1*).

Внедрение следов каждой пары листочков в рахис происходит с небольшим запаздыванием одного по отношению к другому. След листочка входит в рахис через одну лакуну между двумя соседними проводящими пучками, расположенными на одной из боковых стенок рахиса ближе к его основанию. Влившийся в «стелу» рахиса след листочка контактирует латеральными частями с обоими пучками стелы, между которыми он внедряется (рис. 1, *2*). На некотором протяжении «*узла*» вся эта система пучков остается монолитной (рис. 1, *3*). Затем начинается обособление пучков, составляющих след листочка. Сначала паренхимные прослойки отделяют медианный пучок (рис. 1, *4*), а затем и латеральные его ответвления (рис. 1, *5—6*). В рахисе таким образом прослеживается трехпучковый след листочка. С внедрением проводящей системы каждого листочка в «междоузлиях» рахиса число проводящих пучков увеличивается на три, из них, как правило, один более крупный. В связи с этим на попереч-

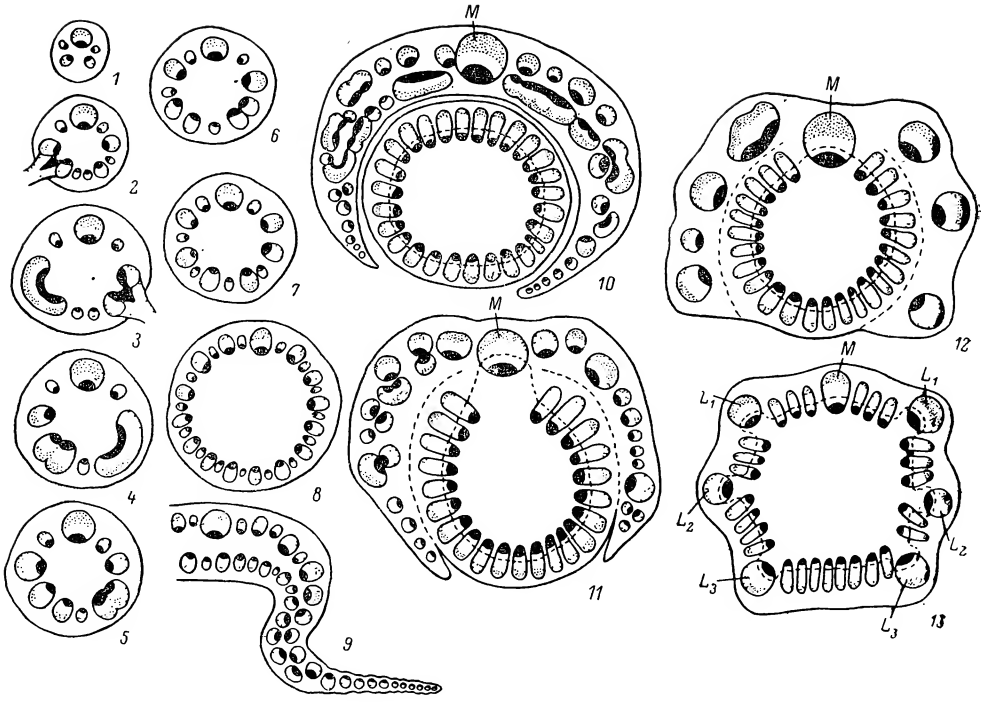


Рис. 1. Схема строения рахиса сложного листа (*1—10*) и узла (*11—13*) *Onobrychis grandis*.

1 — поперечный срез через верхнюю часть рахиса; *2—6* — «узел»; *7—8* — «междоузлие»; *9* — место срастания листа с прилистниками; *10* — основание листа; *11* — узел побега, видно внедрение медианного пучка (*M*) в центральный цилиндр; *12* — формирование латеральных проводящих пучков листового следа *L*); *13* — внедрение латеральных проводящих пучков листового следа в центральный цилиндр побега.

ном срезе междоузлия рахиса наблюдается чередование крупных и мелких проводящих пучков (рис. 1, *7*).

Перед следующим «узлом» происходит объединение двух крупных пучков на адаксиальной стороне рахиса, в связи с чем общее число пучков уменьшается на один.

В результате в отличие от изученных нами ранее эспарцетов *O. echidna* и *O. cornuta*, у которых структура рахиса на всем протяжении остается постоянной и состоит из пяти основных проводящих пучков (Жоголева, 1974), у *O. grandis* происходит постепенное увеличение числа проводящих пучков и к моменту причленения прилистников достигает 30 (рис. 1, *8*). Рахис на большем своем протяжении сходен по строению с осевыми органами: проводящие пучки располагаются ксилемой внутрь вокруг паренхимной сердцевины (рис. 1, *8*).

На уровне причленения прилистников к рахису число проводящих пучков на поперечном срезе еще увеличивается и их насчитывается здесь более 70. Это происходит за счет того, что проводящие пучки в прилистниках не сливаются в один, как это происходит у *O. echidna* и *O. cornuta*, а остаются самостоятельными. С этого уровня основание листа на поперечном срезе имеет своеобразную форму (рис. 1, *9*).

Перед срастанием листа со стеблем проводящие пучки рахиса сливаются между собой. Особенно увеличивается в размерах медианный проводящий пучок за счет слияния с ним близлежащих пучков. В то же время проводящие пучки, расположенные против медианного пучка, на внутренней стороне основания листа расходятся и в этом месте образуется паренхимный прорыв (рис. 1, *10*). Уровнем ниже прорыв увеличивается в размерах и в него продвигается медианный пучок.

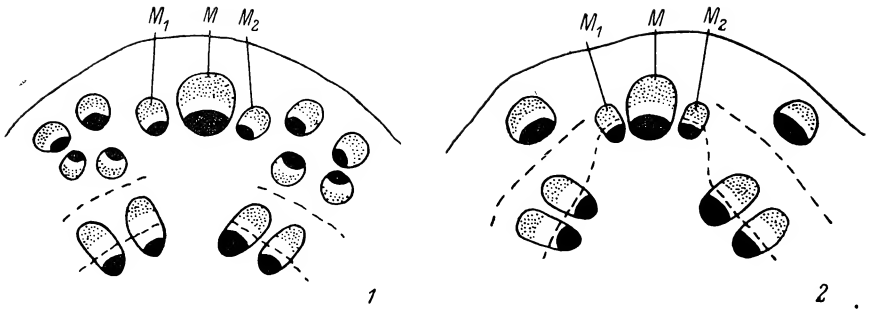


Рис. 2. Последовательное внедрение медианной жилки (M) в центральный цилиндр тремя проводящими пучками (M_1MM_2).

При срастании листа со стеблем медианный проводящий пучок продвигается в лакуну, сформированную в центральном цилиндре побега, а проводящие пучки, расположенные по бокам от него на верхней и внутренней сторонах, быстро начинают сливаться между собой (рис. 1, *11*). И только когда медианный пучок займет свое место в центральном цилиндре побега, все боковые проводящие пучки сливаются по три с каждой стороны. При этом происходит переориентация флоэмы и ксилемы в адаксиальных проводящих пучках. Лишь после этого они начинают внедряться через самостоятельные лакуны (L_1—L_3 — рис. 1, *12—13*).

Таким образом, листовой след у *O. grandis* семипучковый семилакунный. Но иногда бывают исключения: медианный след входит в центральный цилиндр побега не одним проводящим пучком, а тремя (рис. 2). В таком случае листовой след получается девятипучковый семилакунный.

Почти на всем своем протяжении, как видно на поперечном срезе, рахис округлой формы. Эпидерма мелкоклеточная, со слегка утолщенными наружными оболочками. Под эпидермой располагается один ряд хорошо выраженных клеток субэпидермального слоя. За ним идут несколько рядов тонкостенной хлорофиллоносной паренхимы, после которой следуют проводящие пучки разной величины. Волокнистая часть флоэмы проводящих пучков значительно развита. Перимедуллярная зона занята неодревесневшими паренхимными клетками. Снаружи проводящие пучки окружены одним слоем клеток паренхимы, в которых присутствуют кристаллы оксалата кальция, а некоторые из них заполнены дубильными веществами. С адаксиальной стороны проводящие пучки окружены паренхимными клетками с одревесневшими оболочками, которые смыкаются с волокнами пучка, образуя таким образом механическое кольцо. Клетки, заполненные дубильными веществами, имеются во флоэме проводящих пучков, а также в окружающей проводящие пучки паренхиме. Центральная часть рахиса представлена крупными паренхимными клетками с неодревесневшими оболочками. В основании рахиса большая часть этих клеток паренхимы заполнена кристаллами оксалата кальция.

Стебель *O. grandis* имеет пучковое строение, и проводящие пучки листового следа, внедрившись через самостоятельные лакуны, на протяжении междоузлия не теряют своей самостоятельности.

Таким образом, в роде *Onobrychis* Mill. нами обнаружены различные типы узлов: кроме трехпучкового трехлакунного листового следа (у *O. echidna* и *O. cornuta*), встречается семипучковый семилакунный листвой след (у *O. grandis*).

Большинство авторов отмечает, что для сем. бобовых (*Fabaceae*) основной тип узла трехпучковый трехлакунный (Bailey, 1956; Тахтаджян, 1966; Завалишина, 1966, и др.). Как исключение отмечается пятипучковый пятилакунный листовой след в таких родах, как *Pueraria* DC., *Maackia* Rupr. et Maxim., *Cladrastis* Rafin. и *Phaseolus* L. (Watari, 1934; Анели, 1953).

Однако и для сем. бобовых характерна вариабельность структуры узла, отмеченная ранее для других семейств (Post, 1958; Mirsa, 1966; Шабес, 1976а, б). Только в одном роде *Onobrychis* нами отмечено наличие двух типов нодальной анатомии. В связи с этим нам представляется весьма интересным проследить анатомию узла у всех представителей этого рода.

ЛИТЕРАТУРА

Абдусалямова Л. Н. (1978). Род *Onobrychis* Mill. В кн.: Флора Таджикской ССР, 5. Л. — Анели Н. А. (1953). Материалы к вопросу об анатомическом родстве древесных бобовых растений. Вестн. Тбил. бот. сада, 61. — Дюгаева Т. М. (1976). Род *Stachyopsis* M. Pop. et Vved., его состав и положение в семействе губоцветных (*Labiatae* Juss.). В кн.: Систематика, анатомия и экология растений Азиатской части СССР. Л. — Жоголева Е. П. (1971). Анатомия узла у двух видов высокогорных подушковидных эспарцетов *Onobrychis echidna* Lipsky и *O. cornuta* (L.) Desv. Бот. ж., 56, 5. — Жоголева Е. П. (1974). Анатомическое строение рахиса сложного листа у *Onobrychis echidna* Lipsky и *O. cornuta* (L.) Desv. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 4 (57). — Завалишина С. Ф. (1966). О строении узлов у некоторых травянистых двудольных и однодольных растений. Уч. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, 310. — Зубкова И. Г. (1965). Анатомическое строение черешка в сем. *Vitaceae* Juss., его таксономическое и эволюционное значение. Бот. ж., 50, 11. — Зубкова И. Г. (1975). Сравнительное морфолого-анатомическое изучение черешка и эпидермы листа у представителей сем. *Vitaceae* Juss. В кн.: Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л. — Кикнадзе Г. С. (1965). Таблицы для определения родов зонтичных (*Umbelliferae* Moris.) СССР по листьям и черешкам. Новосибирск. — Скворцова Н. Т. (1960). Анатомическое строение проводящей системы черешков у листьев представителей сем. *Hamamelidaceae* и *Altingiaceae*. ДАН СССР, 133, 5. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л. — Шабес Л. К. (1976а). Анатомическое строение узлов у видов сверции и его значение для систематики рода. В кн.: Систематика, анатомия и экология растений Азиатской части СССР. Л. — Шабес Л. К. (1976б). Анатомическое строение некоторых видов горечавок. В кн.: Систематика, анатомия и экология растений азиатской части СССР. Л. — Bailey J. W. (1956). Nodal anatomy in retrospect. J. Arn. Arbor., 37, 3. — Kato N. (1966). On the variation of nodal types in the wood plants. J. Jap. Bot., 41, 4. — Mirsa R. C. (1966). Morphological studies in *Plantago*. III. Nodal anatomy. Bul. Nat. Bot. Gard., 105. — Post D. N. (1958). Studies in *Gentianaceae*. I. Nodal anatomy of *Frasera* and *Swertia perennis*. Bot. Gaz., 120, 1. — Watari S. (1934). Anatomical studies on some leguminous leaves with special reference to the vascular system in Petioles and Rachises. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 3, 4.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 25 I 1980.

УДК (584.5+581.1) : (575.4) : 665.325.655

С. Н. Шереметьев, Т. Н. Мекеда, Б. К. Ганнибал

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ РАСТЕНИЙ *PISTACIA VERA (ANACARDIACEAE)* В УСЛОВИЯХ БАДХЫЗА

S. N. SHEREMETIËV, T. N. MEKEDA, B. K. GANNIBAL.

SOME ECOLOGICAL DATA ON MALE AND FEMALE PLANTS OF *PISTACIA VERA (ANACARDIACEAE)* IN BADGHYS

При исследовании особенностей водного режима (интенсивности транспирации, содержания воды и водоудерживающей способности) листьев фисташки настоящей отмечены различия по этим показателям у деревьев разного пола. Изучение половой структуры популяции показало, что в более увлажненных местообитаниях преобладают женские особи, в более сухих — мужские. Анализ оригинального и литературного материалов привел к выводу, что женские и мужские экземпляры двудомных растений экологически неравноценны. Рассматривается возможное значение обнаруженного явления для интерпретации данных о распределении растений разных половых форм в зависимости от условий произрастания. Высказывается пожелание учитывать экологическую неравноценность мужских и женских особей двудомных видов растений при создании искусственных насаждений.

Pistacia vera L. — двудомное растение, являющееся ценной орехоплодной культурой. Ее изучению было посвящено много работ, но лишь немногие из них касались вопроса различий процессов жизнедеятельности в связи с полом растений. Можно назвать лишь некоторые исследования, поставленные в этом плане. Например, транспирацию у деревьев фисташки разного пола изучал К. П. Попов (1971а), а соотношение растений разного пола в зависимости от условий произрастания рассматривали Н. В. Смольский и Н. Н. Смирнов (1931), З. Е. Кабулов (1970, 1971) и Попов (1976). Между тем успешность создания культурных насаждений может во многом зависеть именно от степени изученности этого вопроса. Поэтому нашей основной задачей было изучение ряда сторон жизнедеятельности фисташки в связи с полом растений. Исследовались некоторые характеристики водного режима фисташки (интенсивность транспирации, содержание воды в листьях и их водоудерживающая способность), соотношение числа деревьев разного пола в зависимости от условий произрастания и некоторые особенности корневой системы.

Наблюдения проводили в 1978 г. Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания, содержание воды в листьях рассчитывали в процентах от их сырого веса, водоудерживающую способность определяли путем периодического взвешивания листьев (каждый час), экспонированных на воздухе в затененном помещении (повторность в опытах девятикратная, наблюдения начинались, как правило, в 8 ч утра и продолжались в течение 11 ч). Для определения показателей водного режима листья брали из средней части кроны. Мужские и женские экземпляры подбирали таким образом, чтобы они не очень отличались по внешнему виду, возрасту и произрастали бы недалеко друг от друга.

Как показывают наблюдения других авторов, интенсивность транспирации фисташки может достигать довольно высоких значений, наиболее интенсивно она транспирирует в самое засушливое время года. Попов (1971а) установил, что наибольшая интенсивность транспирации — в июне и июле, в этот период она может достигать 2.5 г на 1 г сырого веса в час. По данным К. П. Рахманиной (1962), интенсивность транспирации в июле составляла 1.4 г/г/час. По наблюдениям О. В. Заленского (1940), в условиях Западного Копетдага в августе в полдень она равнялась 1.26 г/г/час. Исследования водного режима фисташки в лесосадовых культурах на юге Таджикистана также показали, что максимальная интенсивность транспирации приходится на июнь (Чернова, Олехнович, 1975).

По нашим наблюдениям, в Бадхызе наиболее высокая интенсивность транспирации в 1978 г. была в июне: ее максимальное значение составило 0.91 г/г/час. Очень низкая интенсивность транспирации у фисташки отмечена нами в период распускания листьев (апрель) — 0.11—0.20 г/г/час. По мере роста листьев она увеличивалась и в конце апреля достигала в среднем за сутки 0.52 г/г/час.

В этот же период активного роста листьев можно заметить различия в интенсивности транспирации у деревьев разного возраста: у старых (более 300 лет) и средневозрастных (100—300 лет) она держалась на одном уровне, составляя в среднем 0.24 г/г/час; несколько большей оказалась у молодых (до 100 лет) деревьев — 0.40 г/г/час. Однако, начиная с мая, различий в интенсивности транспирации у растений разного возраста отмечено не было.

Измерения интенсивности транспирации у растений разного пола показали, что существует постоянное, хотя и не очень большое, превышение интенсивности транспирации у женских деревьев, по сравнению с мужскими (см. таблицу). Различия сохранялись до августа, когда интенсивность транспирации у мужских растений стала выше. Из проведенных нами в апреле—июне 1978 г. более 1200 определений только в 75 случаях (6.1%) интенсивность транспирации у мужских особей превышала таковую у женских, в остальном она была выше у женских растений. Попов

Интенсивность транспирации (г/г/час) и содержание воды (процент от сырого веса) в листьях деревьев фисташки разного пола

Месяц	Пол дерева	Интенсивность транспирации		Средние значения содержания воды в листьях	Месяц	Пол дерева	Интенсивность транспирации		Средние значения содержания воды в листьях
		средняя	максимальная				средняя	максимальная	
Апрель	♀	0.29	0.75	75.5	Июнь	♀	0.55	0.91	54.8
	♂	0.19	0.60	71.9		♂	0.42	0.87	53.3
Май	♀	0.48	0.82	65.5	Август	♀	0.25	0.34	54.9
	♂	0.41	0.55	63.6		♂	0.31	0.38	51.0

(1971а) также отмечал превышение интенсивности транспирации у женских растений фисташки вплоть до первой декады июня.

Пол растений, по-видимому, влияет на протекание этого процесса и во времени. Так, если весной в период распускания листьев в течение дня кривая интенсивности транспирации изменяется плавно и одинаково у растений разного пола, то в конце апреля появляется выраженная в той или иной степени полуденная депрессия. Наиболее отчетливо она наблюдается у женских растений (рис. 1, *а*). В июне можно наблюдать резкие, скачкообразные изменения интенсивности транспирации у растений разного пола, как правило, находящихся в противофазе (рис. 1, *б*). Начиная с августа, максимальные значения интенсивности транспирации приходятся на ранние утренние часы. У особей разного пола максимумы интенсивности транспирации могут быть смещены относительно друг друга на несколько часов (рис. 1, *в*).

Рассматривая изменения средних значений интенсивности транспирации в течение сезона можно отметить, что своих максимальных величин они достигают у женских растений в июне. Мужские растения транспирируют в мае и июне примерно на одном уровне (рис. 2).

Содержание воды в листьях фисташки заметно меняется в течение сезона. В апреле оно составляло в среднем 72.2, в октябре — 48.2% (рис. 3). Наиболее резко оводненность листьев уменьшилась в первые два месяца вегетации. В течение суток содержание воды в листьях фисташки колебалось незначительно, несколько увеличиваясь ночью. Отчетливых различий по содержанию воды в листьях деревьев разного возраста отмечено не было. Также не очень отчетливо выражалась связь степени оводненности листьев с полом растений (рис. 3).

Определения водоудерживающей способности показали, что листья фисташки интенсивно теряют воду в первые 2—3 ч наблюдений, затем потеря воды замедляется. Весной (в апреле) скорость отдачи воды за первые 3 ч опыта у деревьев разного возраста неодинакова. Листья старых деревьев теряют за это время 28.7% от первоначального количества воды, листья молодых — только 17.4%. В августе скорость отдачи воды в большой степени зависела от пола деревьев. Водоудерживающая способность у женских особей была заметно выше, чем у мужских (рис. 4).

Относительно величин осмотического давления для фисташки настоящей, насколько нам известно, в литературе данных нет. Имеются сведения для некоторых других видов *Pistacia*. По определению M. Önal (1964, цит. по: Вальтер, 1975), осмотическое давление у дюнных растений *P. lentiscus* в середине лета составляло 24.6 атм. Осмотическое давление у *P. lentiscus* и *P. terebinthus* в течение сезона меняется незначительно — от 21 до 27 и от 14 до 24 атм соответственно (Brown-Blanquet, Walter, 1931, цит. по: Вальтер, 1974).

По данным Н. Н. Измайловой (устное сообщение), в апреле осмотическое давление у *P. vera* находится в этих же пределах. Автор отмечает, что с возрастом деревьев осмотическое давление увеличивается, причем в большей степени у женских экземпляров фисташки настоящей. Так, значения осмотического давления у женских и мужских старых деревьев

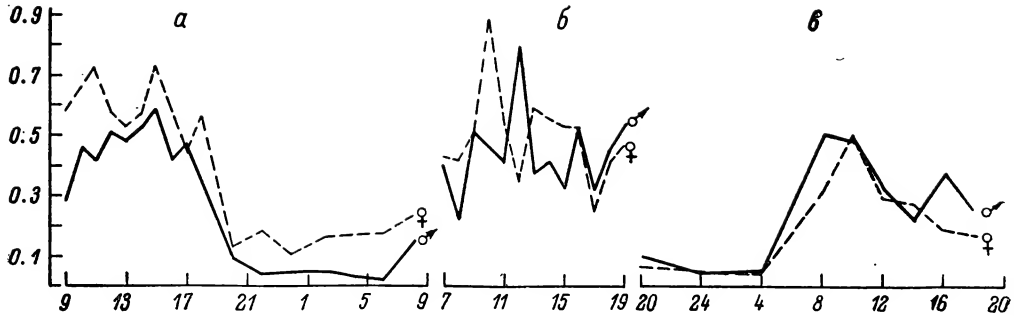


Рис. 1. Суточный ход интенсивности транспирации у мужского и женского деревьев *Pistacia vera* 24—25 (*а*), 19 VI (*б*) и 17—18 VIII (*в*) 1978 г.

На оси абсцисс — часы суток; *на оси ординат* — интенсивность транспирации (г/г/час).

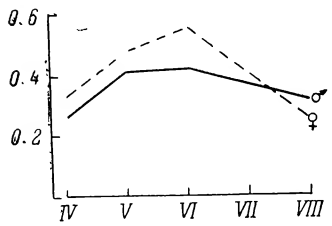


Рис. 2. Изменение средних значений интенсивности транспирации (г/г/час) у особей разного пола в течение сезона.

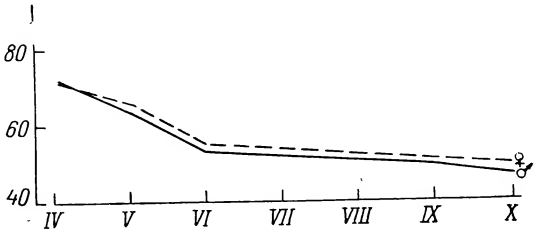


Рис. 3. Изменение средних значений содержания воды в листьях (% от сырого веса) фисташки в течение сезона.

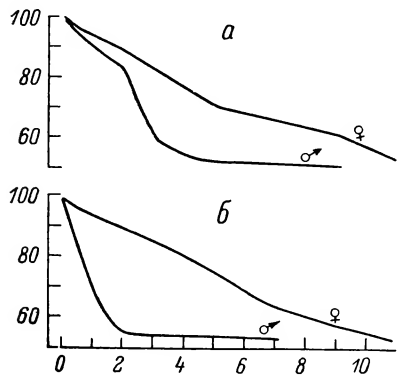


Рис. 4. Водоудерживающая способность листьев молодых (*а*) и старых (*б*) деревьев фисташки. 17 VIII 1978.

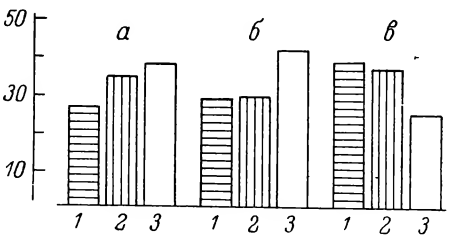


Рис. 5. Соотношение числа деревьев разного пола (в %) на трех участках с разными условиями существования.

Здесь и на рис. 6 за 100% принято общее количество деревьев на каждом участке.
а — сухой склон южной экспозиции с маломощным щебнистым сероземом на красноцветном алевролитовом песчанике; *б* — долинный участок (средний по степени увлажнения) с сероземом типичным, намытым в бессточной долине; *в* — склон северной экспозиции с сероземом типичным легкосуглинистым на лессовидном суглинке. *1* — женские деревья. *2* — мужские деревья, *3* — неплодоносящие деревья.

составляют соответственно 36.8 и 24.8 атм, у молодых эти величины различаются мало: 20.9 и 21.9 атм.

Фисташка настоящая — один из немногих видов в Бадхызе, который в течение всего лета сохраняет листву зеленой, не уменьшая транспирирующей поверхности (летний опад листвы ничтожен). В самые жаркие месяцы установлена максимальная интенсивность транспирации. Что же

позволяет фисташке поддерживать довольно высокий уровень водообмена в условиях засушливого климата Бадхыза в течение всего вегетационного сезона? Очевидно, ответ на этот вопрос может дать изучение ее корневой системы.

Ряд исследователей считают, что корневая ситема фисташки поверхностная (Заленский, 1940; Запрягаева, 1952, и др.). С другой стороны, Попов (1971б), изучавший не только морфологию, но и биомассу корней фисташки, а также режим влажности почв, отмечает, что в условиях Таджикистана корневая система фисташки имеет двухъярусное строение. Помимо поверхностного распространения, она простирается до глубины 3—8 м, и поэтому растение не испытывает недостатка в почвенной влаге. С. С. Калмыков (1952) в условиях Казахстана обнаружил у фисташки мощную корневую систему, проникающую в глубину до 7 м.

Изучение нами корневых систем ювенильных экземпляров в плакорных условиях показало, что стержневой корень уходит глубоко в лёссовую породу. У 12—14-летнего деревца главный корень достигает глубины более 4 м, а у 5-летней фисташки, растущей на плотных алевролитах (прикрытых сверху слоем лёсса до 35 см), проникает в глубину более чем на 1 м.

А. Иванова (1950) и А. В. Щипанова (1966) отметили для *P. mutica* глубокую корневую систему; согласно Вальтеру (1974), корневая система *P. lentiscus* может достигать глубины 5—10 м.

Основываясь на литературных данных, можно предположить, что приспособление фисташки настоящей к существованию в аридных условиях могло идти как через развитие поверхностной корневой системы для улавливания влаги из поверхностных горизонтов почвы во влажный, весенний период года, так и благодаря наличию стержневого корня, уходящего на значительную глубину, что позволяет ей достигать более глубоких влагосодержащих слоев почвы для питания в летний засушливый период.

Возможно, при более детальном изучении корневой системы фисташки могут обнаружиться различия в ее строении у особей разного пола, как это показала для *P. mutica* Иванова (1950). В пользу этого предположения свидетельствуют наши данные о различиях в особенностях водного режима у деревьев фисташки разного пола. Как отмечалось, в подавляющем большинстве случаев интенсивность транспирации у женских растений была выше. Кроме того, имеются количественные различия между полами и по другим показателям водного обмена. Протекание процесса транспирации во времени также неодинаково у особей разного пола. У женских растений отчетливо выражена полуденная депрессия транспирации (рис. 1). Как отмечалось, наблюдаются различия в положении фаз максимумов интенсивности транспирации у растений разного пола. Пики транспирации у женских растений могут совпадать с понижениями интенсивности транспирации у мужских растений, и наоборот.

В литературе также имеются указания на то, что мужские и женские экземпляры двудомных растений различаются по уровню некоторых показателей водного обмена. Л. И. Джапаридзе (1965) на основании анализа обширного материала пришел к заключению, что любые части мужских растений содержат меньшее количество воды по сравнению с женскими. У особей женского пола интенсивность транспирации имеет, как правило, более высокие показатели. Исследования К. В. Рязанской (1956) показали, что соотношение воды в листьях мужских и женских растений конопли зависит от пола. Более высокая оводненность листьев отмечалась у женских растений во все сроки наблюдений, причем не было обнаружено различий в содержании воды до начала половой дифференциации. Также отмечена более высокая интенсивность транспирации у женских растений в фазе бутонизации. Исследования же однодомной конопли не выявили различий по этим показателям.

М. В. Сивцев и С. С. Сизов (1972), изучая динамику водного обмена в листьях ряда двудомных растений, установили, что женские экземпляры

по сравнению с мужскими характеризуются более высокой общей оводненностью, содержанием связанной воды и количеством гидрофильных коллоидов; при завядании они меньше теряют воду, интенсивнее транспирируют. А. М. Ильин (1970) считает, что пол у осины оказывает влияние на влажность древесины. При одинаковых условиях произрастания влажность древесины у женских особей всегда больше. Кроме перечисленных, имеются и другие данные, на которых мы не будем останавливаться.

Таким образом, можно заключить, что мужские и женские экземпляры двудомных растений совершенно определенно различаются по ряду показателей водного обмена. Очевидно, женские растения более требовательны к условиям почвенного водоснабжения. В целом можно предположить, что женские и мужские особи двудомных растений экологически неравноценны.

Пожалуй, наиболее отчетливо это проявляется при анализе соотношения количества экземпляров разного пола в зависимости от условий произрастания. Так, З. Е. Кабулов (1971) отмечает, что чем благоприятнее условия (например, влажность почвы), тем выше процент женских особей фисташки, а согласно Попову (1976), при неблагоприятных условиях произрастания наблюдается преобладание мужских особей.

В литературе можно найти аналогичные данные и по другим видам двудомных растений. Наблюдая распространение на юге Армении кевового дерева (*P. mutica*), А. Иванова (1949) установила, что в условиях сухого юга развиваются в основном мужские деревья, отношение которых к женским составило 9 : 1. То же отмечает А. В. Щипанова (1966). Как следует из работы М. Колелишвили (1937), в засушливых ущельях Западного Копет-Дага преобладают мужские особи инжира. В ущельях, которые являются практически безводными, женские растения не обнаружены. Эти данные подтверждает А. Н. Левитин (1940). В. Л. Рыжков (1936) приводит факты преобладания мужских особей над женскими у можжевельника на бесплодных почвах в плохих экологических условиях. Г. И. Родионенко (1945) описывает рощу туранги, произрастающую на засоленном песчаном холме, которая состоит исключительно из мужских особей. В более благоприятных условиях встречаются особи обоих полов. А. А. Шахов (1956) считает, что мужские особи двудомных видов (осина, ива) могут расти на солончаковой почве, а женские растения, как правило, нет. Последние способны произрастать лишь на слабо засоленных или незасоленных почвах. Этот же автор приводит интересные факты о том, что на засоленных почвах деревья березы имеют меньшее количество соцветий (особенно женских), чем одновозрастные деревья на незасоленных участках. В. М. Долгошеев (1968) пришел к выводу, что соотношение мужских и женских деревьев осины по мере увеличения влажности почвы изменяется за счет уменьшения относительной доли мужских особей. Сходные данные для других видов указывают В. Б. Волкович (1966), Л. А. Неверова (1971) и другие авторы. Существует мнение, что однообразие экологических условий приводит к выравниванию соотношения растений разного пола (Волкович, 1971).

Мы также исследовали половую структуру популяции фисташки в Бадхызе. Для проведения учета количества мужских и женских деревьев на участках с различными условиями увлажнения почвы нами было заложено 13 площадок (средний размер каждого участка 5000 м^2). На каждом участке проводили таксацию всех деревьев. Было выделено 5 основных возрастных групп деревьев: I — до 100 лет, II — 100—300, III — 300—600, IV — 600—800 и V — более 800 лет.

На участках, приуроченных к склонам южных, юго-восточных и юго-западных экспозиций с эродированным маломощным почвенным покровом, представленным щебнистым сероземом на красноцветном алевролитовом песчанике, наблюдалось преобладание мужских деревьев (рис. 5, *а*), однако было большое количество и неплодоносящих растений, особенно в I возрастной группе (рис. 6, *а*). Они имели возраст от 50 до 100 лет, т. е. являлись половозрелыми деревьями (средний возраст деревьев, начи-

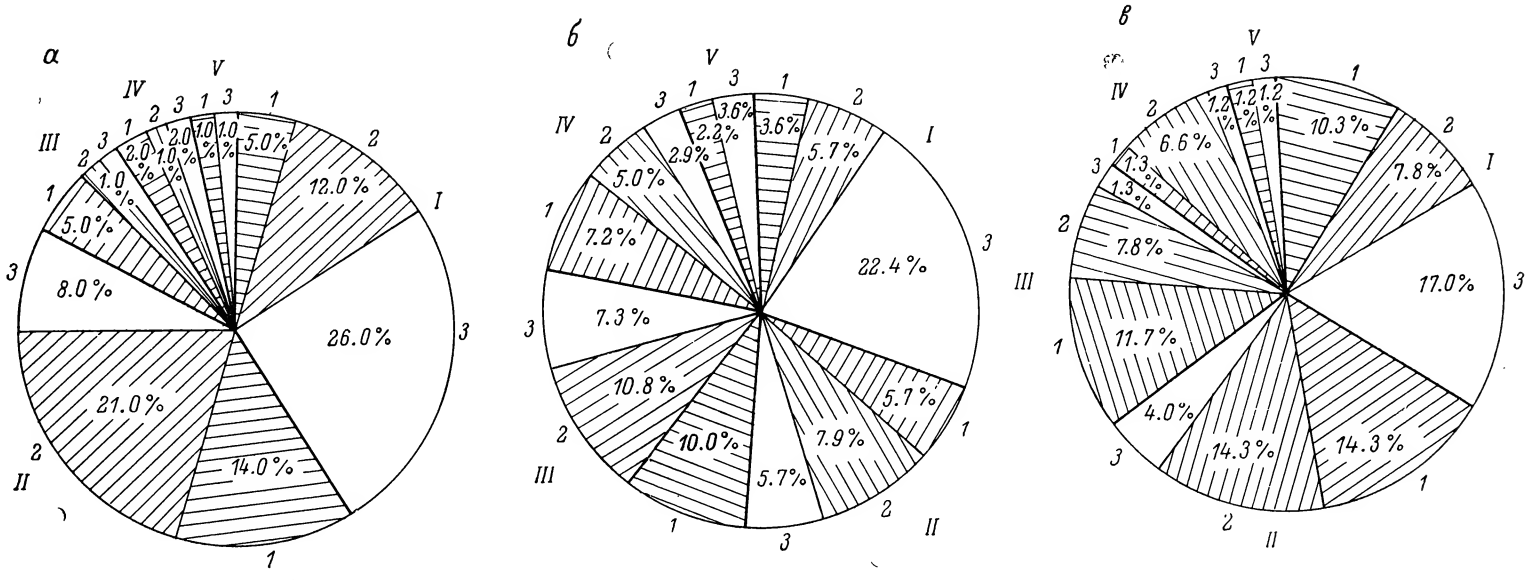


Рис. 6. Распределение количества деревьев разного пола (в %) по возрастным группам на трех участках с разными условиями существования.

I—V — возрастные группы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

нающих плодоношение в естественных условиях, составляет 17—25 лет).

На участках с промежуточными условиями увлажнения (долины, склоны восточных и западных экспозиций) количество женских растений приближается к количеству мужских (рис. 5, *б*).

На склонах северных, северо-восточных и северо-западных экспозиций, где имелись наиболее благоприятные условия увлажнения, процент женских особей превосходит процент мужских (рис. 5, *в*). Эти соотношения наблюдались почти во всех возрастных группах, кроме IV и V (рис. 6), что объясняется антропогенным и пирогенным воздействиями, нарушившими структуру популяции в сравнительно далеком прошлом.

С улучшением условий произрастания изменяется соотношение мужских и женских растений в пользу женских, вместе с тем уменьшается количество неплодоносящих экземпляров (рис. 5, 6). Наиболее заметно это в I возрастной группе, как наиболее чувствительной к изменению условий среды. Уменьшение числа неплодоносящих особей в благоприятных экологических условиях говорит о том, что соотношение мужских и женских растений регулируется их неодинаковой устойчивостью к ухудшению условий среды. Так как мужские экземпляры более устойчивы к усилению напряженности факторов среды, можно предположить, что среди неплодоносящих деревьев преобладают женские. При улучшении условий произрастания процент неплодоносящих деревьев падает, но увеличивается количество женских растений, процент же мужских особей несколько снижается (рис. 6). Вероятно, в неблагоприятных условиях произрастания еще в первые годы жизни происходит дифференцированное отмирание мужских и женских особей, которое в большей степени затрагивает женские экземпляры. Часть оставшихся растений может перейти к плодоношению, а часть находится в угнетенном состоянии и долго не плодоносит. Известно, что влажность почвы может влиять на цветение. Так, например, установлено, что женские экземпляры *Melandrium album* зацветают раньше при более высокой влажности почвы, мужские, наоборот, — при более низкой (Лейсле, Макарова, 1950). Сходные данные содержатся в работах Е. Г. Мининой и П. П. Мацкевич (1944) и Мининой (1952). Кроме того, известно, что водный стресс может подавлять цветение (King, Evans, 1977).

Таким образом, вполне обоснованным становится предположение, что женские особи более требовательны к условиям почвенного водоснабжения. По-видимому, это является следствием того, что в процессе формирования плода женскому растению требуется большее количество воды. В связи с этим можно предположить, что содержание воды в неоплодотворенных цветках фисташки должно быть ниже, чем в оплодотворенных, так как у первых развитие плода не происходит. Для проверки этого предположения мы провели следующий опыт. До начала цветения 10 женских соцветий фисташки были помещены в изоляторы. Во время цветения было проведено искусственное опыление других 10 соцветий. Через 16 дней сравнили содержание воды в тех и других. Оказалось, что содержание воды в изолированных соцветиях составило 79.2 ± 1.08, а в опыленных — 86.5 ± 1.99 %.

Другим косвенным подтверждением экологической неравноценности мужских и женских экземпляров двудомных растений могут служить факты, приведенные в работе С. В. Деева и А. Г. Сидорского (1976). При изучении распределения раздельнополых форм покрытосемянных растений во флоре европейской части СССР они установили, что относительная доля раздельнополых растений увеличивается при продвижении с юга на север и в менее выраженной форме— с запада на восток. В этих же направлениях идет и изменение условий — ухудшение температурного режима и режима влажности. Авторы отмечают увеличение доли раздельнополых форм на территориях, которые представляют засушливые и засоленные степи и полупустыни. На наш взгляд, эти факты можно объяснить экологической неравноценностью мужских и женских особей, что позволяет им дифференцированно осваивать новые местообитания, имея

в этом преимущество перед гермафродитными растениями. Эта же особенность двудомных растений, по-видимому, позволяет занимать представителям разного пола разные экологические ниши, что снижает остроту конкурентных отношений между ними.

P. D. Putwain, J. S. Harper (1972) также считают весьма вероятным, что представители разных полов двудомных растений имеют разные экологические ниши. D. C. Freeman и соавторы (1976) допускают вероятность дифференцированного выживания мужских и женских растений вдоль градиента почвенной влаги. Они исследовали 5 видов двудомных растений и установили, что у всех мужские особи более обильны на сухих микроучастках, тогда как женские преобладают во влажных частях каждого местообитания. Авторы считают, что эти особенности способствуют снижению внутривидовой конкуренции между особями разного пола.

Изложенное выше приводит нас к заключению, что женские и мужские особи двудомных растений неравноценны в экологическом отношении. Женские растения более требовательны к условиям почвенного водоснабжения, им требуется большее количество влаги для формирования плода. Очевидно, знание указанных особенностей имеет значение как при изучении расселения и распространения видов двудомных растений, так и в чисто практических целях. При создании искусственных насаждений двудомных видов желательно учитывать существующие различия между растениями разного пола для получения необходимого соотношения мужских и женских экземпляров. Поскольку ранняя диагностика пола у растений является до сегодняшнего дня неразработанной (а при большом количестве растений она, вероятно, экономически не оправдает себя), наиболее целесообразным может быть проведение соответствующих агротехнических и мелиоративных мероприятий.

В заключение авторы выражают искреннюю признательность В. М. Свешниковой, Н. Н. Измайловой и Ю. В. Титову за обсуждение материалов этой статьи.

ЛИТЕРАТУРА

В а л ь т е р Г. (1974). Растительность земного шара, 2. М. Наука. — В а л ь т е р Г. (1975). Растительность земного шара, 3. М. Наука. — В о л к о в и ч В. Б. (1966). О соотношении мужских и женских клонов у деревьев осины в лесах Ленинградской области. Лесной ж., 2. — В о л к о в и ч В. Б. (1971). Соотношение полов в природных популяциях облепихи. Лесоведение, 1. — Д е е в С. В., А. Г. С и д о р с к и й. (1976). Раздельнополые формы покрытосеменных во флоре европейской части СССР. Бот. ж., 61, 4. — Д ж а п а р и д з е Л. И. (1965). Пол у растений, 2. Тбилиси. Мецниереба. — Д о л г о ш е е в В. М. (1968). Соотношение мужских и женских особей осины в лесах Кировской области. Лесоведение, 4. — З а л е н с к и й О. В. (1940). Распространение и экологические особенности фисташки (*Pistacia vera* L.) и миндаля (*Amygdalus communis* L.) в Западном Копет-Даге. Бот. ж., 25, 1. — З а п р я г а е в а В. И. (1952). Корневые системы некоторых дикорастущих плодовых Таджикистана. Бюл. МОИП, отд. биол., нов. сер., 57, 3. — И в а н о в а А. (1949). К вопросу о возобновлении фисташки в Армении. ДАН АрмССР, 10, 3. — И в а н о в а А. (1950). О лиственных ксерофильных редколесьях Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8. — И л ь и н А. М. (1970). Динамика влажности древесины мужской и женской осины за вегетационный период. Лесной ж., 3. — К а б у л о в З. Е. (1970). Фисташники Бадхызского заповедника. Сб. Тр. аспирант. и молод. научн. сотр. ВИР, 16. — К а б у л о в З. Е. (1971). Полиморфизм фисташки настоящей, особенности ее цветения и плодоношения в Бадхызе. Автореф. канд. дис. Л. — К а л м ы к о в С. С. (1952). Фисташники Казахстана — неиспользованный резерв природных богатств. Лесное хоз., 2. — К о л е л и ш в и л и М. (1937). Освоить туркменский инжир. Сов. субтропики, 12. — Л е в и т и н А. Н. (1940). Дикорастущие инжиры Западного Копет-Дага и их использование в культуре. Ташкент. ГИНТСЭЛ УзССР. — Л е й с л е Ф. Ф., Н. А. М а к а р о в а. (1950). Влияние различной влажности почвы на рост, развитие и другие процессы двудомного растения *Melandrium album*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, 7. — М и н и н а Е. Г. (1952). Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М. Изд. АН СССР. — М и н и н а Е. Г., П. П. М а ц к е в и ч. (1944). Изменение сексуальности растений в разных условиях влажности среды. ДАН СССР, 42, 7. — Н е в е р о в а Л. А. (1971). Соотношение разнополых особей и содержание в них танинов у некоторых видов ив в окрестностях Уральска. Раст. ресурсы, 7, 1. — П о п о в К. П. (1971а). О транспирации фисташки настоящей в условиях полусаванных фисташников Таджикистана. Экология, 5. —

Попов К. П. (1971б). О распределении тонких корней фисташки (*Pistacia vera* L.) по почвенным профилям. Лесоведение, 1. — Попов К. П. (1976). Биоморфологические и экологические особенности *Pistacia vera* L. Бот. ж., 61, 2. — Рахманина К. П. (1962). Водный режим эдификаторов некоторых типов растительности ущелья Кондара. Тр. Отд. физиол. биофиз. раст. АН ТаджССР, 1. — Родионенко Г. И. (1945). Биологические особенности туранги (*Populus diversifolia* Schrenk). Сов. ботаника, 6. — Рыжков В. Л. (1936). Генетика пола. Киев. Госмедиздат УССР. — Рязанская К. В. (1956). Некоторые физиологические особенности двудомной и однодомной конопли в онтогенезе. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, 11. — Сивцев М. В., С. С. Сизов. (1972). Особенности водного режима мужских и женских особей двудомных растений как показатель приспособляемости к недостаточному водообеспечению. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 10. — Смольский Н. В., Н. Н. Смирнов. (1931). Фисташники Бадхыза. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 26, 4. — Чернова Г. М., Г. С. Олехнович. (1975). О водном режиме в лесосадовых культурах на юге Таджикистана. Лесоведение, 2. — Шахов А. А. (1956). Солеустойчивость растений. М. Изд. АН СССР. — Щипанова А. В. (1966). К биологии фисташки *Pistacia mutica* L. Бот. ж., 51, 8. — Freeman D. C., L. G. Klicoff, K. T. Harper. (1976). Differential resourse utilization by the sexes of dioecious plants. Science, 193, 4253. — King P. W., L. E. Evans. (1977). Inhibition of flowering in *Lolium temulentum* L. by water stress. Austral. J. Plant. Physiol., 2. — Putwain P. D., J. S. Harper. (1972). Studies in the dinamics of plant populations. V. Mechanisms govering the sex ratio in *Rumex acetosa* and *Rumex acetosella*. J. Ecol., 60, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 III 1979.

УДК 631.67 : 582.26 : 631.4

З. Н. Сайфуллина, Р. Г. Минибаев

ВЛИЯНИЕ ОРОШЕНИЯ НА ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Z. N. SAIFULLINA, R. G. MINIBAYEV. THE INFLUENCE OF THE IRRIGATION ON THE SOIL ALGAE

Изучалось изменение качественного и количественного составов альгосинузий культурного пастбища при орошении чистыми и сточными водами. Выделены индикаторные виды водорослей, позволяющие оценить степень токсичности сточных вод для почвы.

В связи с ростом городов увеличивается потребление чистой воды и возрастает объем сточных вод с самым разнообразным химическим составом, поэтому важной проблемой становятся очистка сточных вод и охрана водоемов от загрязнения (Матвиенко, 1973). Так, Н. Г. Андреев с соавторами (1976) показали эффективность очистки стоков на полях орошения. Поступая в почву, сточная вода подвергается механической очистке, одновременно она обезвреживается под влиянием физико-химических и биологических процессов, происходит разложение поступающего с водой органического вещества до простых химических соединений. Продукты распада служат пищей микроорганизмам и растениям, возделываемым на полях орошения. Наиболее активно минерализация происходит в верхних слоях почвы, где сосредоточена основная часть почвенных микробов. Большая интенсивность биологических процессов на полях, орошаемых сточными водами, обусловлена дополнительным поступлением в почву органической массы, минеральных солей и колоссального количества микроорганизмов.

Особое значение приобретает альголизация поливной воды. Она способствует превращению содержащихся в сточной воде биогенных веществ в органическое вещество биомассы водорослей. Альголизация играет большую роль в связывании нитратного азота, который при значительных поливных нормах легко вымывается за пределы корнеобитаемого слоя

почвы и накапливается в подземных водах, что крайне нежелательно с санитарно-гигиенической точки зрения (Новиков и др., 1977).

Выявление наиболее активных штаммов водорослей и выделение их в культуру с последующей инокуляцией в сток позволяют в значительной степени интенсифицировать процессы очистки сточных вод различного состава (Догадина, 1973). В то же время водоросли стимулируют деятельность многих почвенных микроорганизмов, особенно азотфиксирующих олигонитрофильных бактерий (Перминова, 1964; Панкратова, 1970).

Целью данной работы явилось сравнительное изучение влияния орошения сточными и чистыми водами на видовой состав и количество водорослей. Исследование проводилось на опытных полях кафедры кормовых и технических культур Башкирского сельскохозяйственного института на участках под травосмесью (*Bromus inermis* Leyss., *Medicago sativa* L.) в слое до 10 см. Почва — тяжелосуглинистый среднемощный выщелоченный чернозем. Опытное поле размером в 100 м^2 было разделено на 5 равноценных участков. Исследования проводились в следующих вариантах: первый участок — контроль (не поливался); два следующих участка поливались водой из пруда в количестве соответственно 1500 и 2500 м^3/га; два участка поливались сточной водой в количестве 1500 и 2500 м^3/га. Анализ почвенных образцов проводился в шесть сроков: в 1973 г. в мае — до полива, в июне — через 10 дней после полива, в июле — до полива, в августе — через 10 дней после полива, в октябре — через 2 месяца после полива; в 1974 г. в июле проверялось последействие полива. Всего было проанализировано 90 образцов.

Для полива использовались сточные воды очистных сооружений Демского района г. Уфы после трехкратной очистки и вода из пруда, которая в этот момент «цвела» в результате массового развития *Aphanizomenon flos-aquae*. В фитопланктоне прудовой воды встречались также представители родов *Ankistrodesmus*, *Scenedesmus*, *Chlorella*, *Didymocystis*. В 1 л этой воды содержание клеток водорослей составляло 13.4 млн. В фитопланктоне сточной воды преобладали представители родов *Pinnularia*, *Chlorella*, *Synedra*, *Navicula*. Число клеток водорослей в 1 л составляло 48 тыс.

Химический состав сточной воды представлен в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Химический состав сточной воды с очистных сооружений Демского района г. Уфы после трехкратной очистки

Дата взятия пробы	$БПК_5$	Взв	NH_4	Хлориды	NO_2	NO_3	P_2O_5	pH	ХПК	Фенол
1 VI	3	13	21.6	9.5	0.1	4.2	21.1	7.85	190	0.11
10 VIII	3	4	25.9	8.0	0.1	2.4	18.0	11.2	387	0.11

Примечание. БПК — биохимическая потребность в кислороде в течение 5 суток; Взв — взвешенные вещества; ХПК — химическая потребность в кислороде.

Видовой состав почвенных водорослей изучался с помощью водной культуры почвенных вытяжек и чашечных культур со стеклами обрастания. Численность клеток определялась прямым методом подсчета с применением люминесцентной микроскопии.

Результаты влияния чистой и сточных вод на количество видов водорослей приведены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, полив сточными и чистыми водами вследствие изменения гидротермических условий обитания обогащает альгофлору почвы главным образом за счет представителей порядков *Chlorococcales*, *Raphinales*, *Oscillatoriales*. Общее число видов возрастает от 40 до 50—59, причем полив чистыми водами увеличивает и видовое разнообразие, а сточными водами, особенно при повышенной дозе (2500 м^3/га), в силу возраста-

ТАБЛИЦА 2

Влияние орошения на число видов почвенных водорослей

Отделы, порядки	Число видов в разных вариантах опыта					
	контроль	чистая вода, м³/га		сточная вода, м³/га		всего видов
		1500	2500	1500	2500	
Cyanophyta						
Oscillatoriales	2	4	6	3	4	6
Nostocales	2	3	4	5	4	5
Chlorophyta						
Chlamydomonadales	4	5	6	4	2	6
Chlorococcales	16	16	15	15	12	16
Ulotrichales	6	4	5	6	5	7
Microsporales		1	1	1	1	1
Xanthophyta						
Heterococcales	3	6	5	4	2	7
Tribonematales	2	3	2	2	3	3
Bacillariophyta						
Raphinales	5	8	8	7	5	8
Всего видов . . .	40	50	52	47	38	59

ния концентрации токсичных химических агентов, наоборот, снижает их видовое разнообразие.

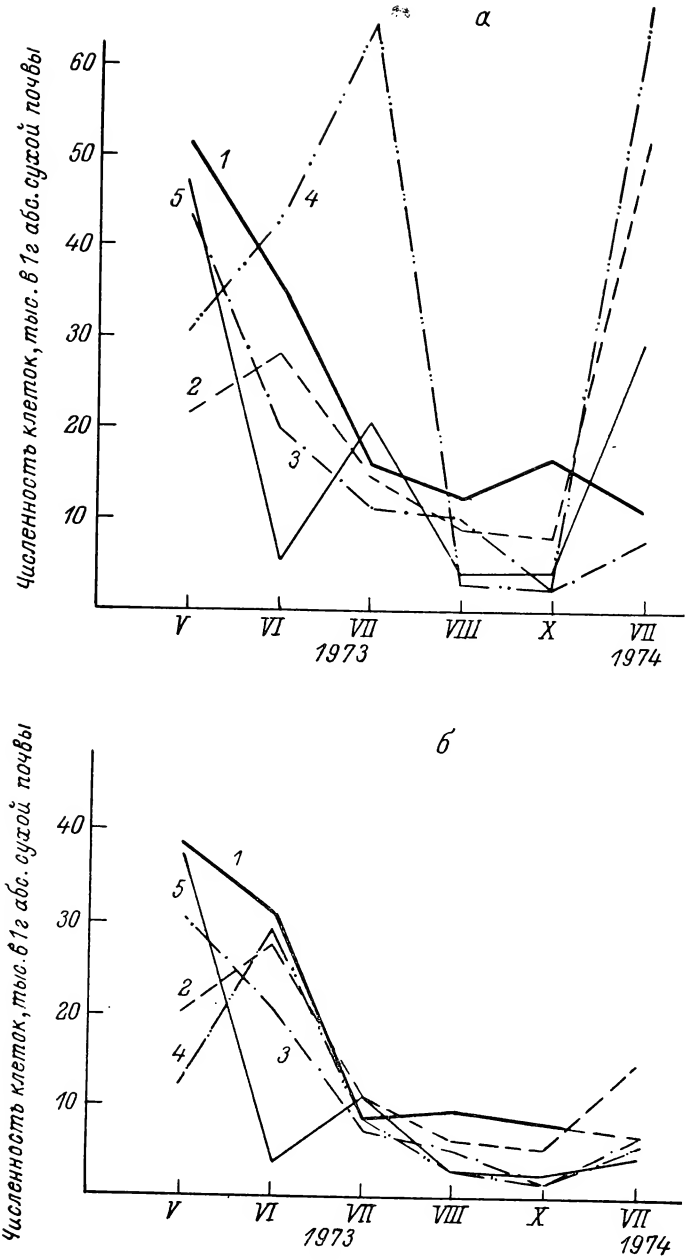
Изучение сезонной динамики водорослей при поливе сточными водами проводилось на качественном (установление разнообразия видов по группам) и количественном (определение числа клеток всех водорослей и отдельных наиболее массовых групп) уровнях. Полученные данные позволили нам проследить реакцию некоторых водорослей на полив; было выделено 3 их группы.

1. Виды, индифферентные к поливу: *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh., *Chlamydomonas gloeogama* Korsch., *Heterothrix exilis* (Klebs) Pasch., *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom., *Botrydiopsis eriensis* Snow.

2. Виды, повышающие численность при любом варианте полива: *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *P. molle* (Kütz.) Gom., *Cylindrospermum stagnale* (Kütz.) Born. et Flah., *Navicula mutica* Kütz.

3. Виды, отрицательно реагирующие на полив сточными водами: *Gongrosira terricola* Bristol, *Cylindrospermum licheniforme* (Bory) Kütz., *Bumilleriopsis peterseniana* Visch. et Pasch., *Stichococcus variabilis* W. et G. S. West.

Результаты учета динамики численности клеток водорослей в течение сезонного цикла под влиянием полива сточными водами (по сравнению с поливом чистыми водами и контролем) приведены в табл. 3 и на рисунке. Поскольку у ряда групп водорослей численность клеток находилась на низком уровне, статистическая обработка была выполнена только для общего числа клеток водорослей и для наиболее обильной группы зеленых и желто-зеленых водорослей. Использовался двухфакторный дисперсионный анализ. Он позволил сопоставить влияние фактора полива с сезонной ритмикой развития водорослей. Существенность разностей наибольшей численности («пики» на рисунке) мы сравнивали по критерию Стьюдента, что дало возможность детализировать общие оценки дисперсионного анализа.



Динамика численности клеток всех водорослей (*а*) и клеток зеленых и желто-зеленых водорослей (*б*) в почве культурного пастбища, орошаемого сточной и чистой водами. *1* — контроль; чистая вода (*2* — 1500 м³/га, *3* — 2500 м³/га); сточная вода (*4* — 1500 м³/га, *5* — 2500 м³/га).

Результаты дисперсионного анализа (табл. 3) показывают следующее: во всех случаях влияние сезонной ритмики на численность клеток водорослей оказывается более существенным, чем влияние полива. Наиболее четко это проявляется при суммарной оценке всего количества клеток водорослей, где достоверны все установленные доли дисперсии. В случаях орошения чистыми и сточными водами велика доля взаимодействия факторов, это проявляется в разном влиянии полива на численность клеток водорослей при разных температурах почвы и воздуха. Сумма факторизованных долей дисперсии при оценке динамики общего числа клеток водорослей составляет 0.59; для биологических объектов, отличающихся высокой вариабельностью, этот показатель следует считать высоким.

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ влияния полива чистыми и сточными водами на сезонные изменения динамики численности водорослей

Факторы	Общее количество водорослей	Зеленые и желто-зеленые
Сезонные изменения		
A	0.21	0.19
Варианты опыта B	0.09	0.3 *
AB	0.29	0.19 *
A+B+AB	0.59	0.41 *
Остаточная дисперсия	0.41	0.59

* Недостоверное значение при уровне значимости 0.95.

Рисунки, на которых изображены изменения общего числа клеток всех водорослей и числа клеток зеленых и желто-зеленых водорослей в сезонном цикле, более конкретно показывают выявленные закономерности. Можно видеть, что в обоих случаях — и для кривой общего числа клеток, и для кривой числа клеток зеленых и желто-зеленых водорослей — заметен параллелизм, отражающий связь с ходом гидротермических условий и различия разных вариантов опыта.

Выявленная закономерность повышения числа видов в случае полива сточными водами при дозе 1500 м³/га прослеживается предельно четко, особенно для второго, третьего и шестого сроков учета, разность средних по сравнению с контролем оказывается достоверной. Слабое влияние полива чистыми водами можно объяснить достаточно большим количеством атмосферных осадков. В этих же условиях сточные воды оказывались не столько фактором орошения, сколько источником удобрения и стимулятором размножения водорослей. Этот вывод подтверждается мощным последействием сточных вод при дозе 1500 м³/га на следующий после полива год. Токсическое действие высоких доз полива сточными водами на следующий год в значительной степени ослабевает, поэтому в обоих случаях наблюдалось увеличение количества клеток сине-зеленых водорослей. График в целом подтверждает вышесказанное, однако последействие в группе зеленых и желто-зеленых водорослей оказывается слабее, чем для общего числа клеток, обогащаемого за счет сине-зеленых водорослей. Достоверными различия были только во второй срок учета.

Заканчивая обсуждение вопроса о влиянии полива чистыми и сточными водами на альгофлору почвы выщелоченного чернозема под многолетними травами, мы можем сделать следующие выводы.

1. Закономерность четче проявляется при оценке видового разнообразия. Прослеживаются группы водорослей, индифферентные к поливу, группы, повышающие свое обилие, и группы, отрицательно реагирующие на полив сточными водами.

2. Действие сточных вод в дозе 1500 м³/га является благоприятным для почвенных водорослей, так как ведет к достоверному увеличению численности клеток, а также общему обогащению альгофлоры.

3. Действие сточных вод в дозе 2500 м³/га сказывается на состоянии почвенных водорослей отрицательно из-за наличия токсичных агентов, а также, возможно, вследствие развития бактериальной флоры, которая начинает конкурировать с водорослями.

4. Сточные воды как источник органического вещества и некоторых ценных для питания водорослей минеральных элементов оказывают известное последействие, которое особенно сильно проявляется при дозе 1500 м³/га на следующий год после полива.

5. Полив сточными водами в дозе 1500 м³/га является приемом, сочетающим повышение урожайности многолетних трав, активизацию альгофлоры почв и обеззараживание городских стоков.

6. Почвенные водоросли могут быть использованы для контроля за загрязнением почвы токсичными веществами при орошении сточными водами.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Н. Г., Г. Е. Мерзлая, Р. А. Афанасьев. (1976). Орошение пастбищ сточными водами. М. — Догадина Т. Д. (1973). Водоросли и очистка сточных вод. В кн.: Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев. — Матвиенко А. М. (1973). Альгологические исследования в связи с проблемой чистой воды. В кн.: Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев. — Новиков В. М., И. П. Канардов, Н. А. Ковалева, Л. Б. Доливо-Добровольский, В. Г. Додолина, Л. Ф. Михеева, В. П. Саянин, Н. А. Романенко, В. В. Игнатова, Г. Е. Мерзлая, Г. А. Утенкова, С. Н. Перепелкин. (1977). Орошение пастбищ и сенокосов сточными водами. М. — Панкратова Е. М. (1970). О роли азотфиксирующих водорослей и сопутствующих олигонитрофильных бактерий в фиксации свободного азота. Бот. ж., 55, 11. — Перминова Г. Н. (1964). Роль сине-зеленых водорослей в азотном балансе дерново-подзолистой почвы. Автореф. канд. дис. Киров.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 17 V 1979

УДК 582.547.1

Э. И. Лосева

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРУКТУРЕ ПАНЦИРЯ ДВУХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CYCLOTELLA* ИЗ ВЕРХНЕПЛИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ БАССЕЙНА р. КАМЫ

E. I. LOSEVA. SOME NEW DATA ON THE FRUSTULE STRUCTURE OF TWO REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CYCLOTELLA* FROM UPPER PLIOCENE DEPOSITS IN KAMA RIVER BASIN

Приведены новые данные об ультраструктуре панцирей ископаемых диатомовых водорослей рода *Cyclotella*, полученные с помощью электронной микроскопии. С учетом вновь обнаруженных признаков из круга форм, относимых ранее к *Cyclotella comta*, выделен новый вид *Cyclotella notata*.

В диатомите бассейна р. Камы (омарский горизонт верхнего плиоцена — Г. И. Горецкий, 1964) в разрезе Омара встречен богатый комплекс пресноводных диатомей (Лосева, 1978). По числу экземпляров доминируют виды рода *Cyclotella* Kütz. Наряду с руководящим видом *C. omarensis* (Kuptz.) Loss. et Makar. (Лосева, Макарова, 1977) значительную долю составляет круг форм *C. comta* (Ehr.) Kütz. Поражает исключительная полиморфность этого вида (рис. 1, *1—14* — см. вклейку). Вместе с типичной *C. comta* встречаются экземпляры, которые можно отнести к *C. comta* var. *arverna* M. Per. et Grun., *C. comta* var. *decrescens* Hérib., *C. comta* var. *lichvinensis* Jousé, *C. comta* var. *pliocaenica* Krasske, *C. comta* var. *radiosa* Grun. и др. Но поскольку все они встречены в одних и тех же пробах и между крайними формами можно найти целый ряд переходных, в настоящем сообщении я рассматриваю их как круг форм *C. comta*, тем более что в нашем материале при выделении внутривидовых таксонов нельзя использовать такие критерии, как возраст, экологию или географическое распространение (Макарова, 1974). С помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) можно выявить заметные различия в структуре панциря разных экземпляров, но трудно пока оценить, насколько эти различия существенны для выделения отдельных разновидностей и форм. Подобный полиморфизм *C. comta* связан, возможно,

с относительной древностью изученного комплекса, с временем «становления» этого вида. Позднее, уже в четвертичное время, произошло более четкое и устойчивое размежевание вида на разновидности.

Большую группу по численности составляют формы, названные в свое время F. Héribaud (1903) *C. comta* var. *trinotata*, *C. comta* var. *quadrinotata* и *C. comta* var. *quinquenotata*. СЭМ выявил существенные различия в тонкой структуре панциря этих форм, с одной стороны, и типичных представителей *C. comta*, — с другой, что вызвало необходимость выделить перечисленные выше три разновидности из круга форм *C. comta* и объединить их в один самостоятельный новый вид *Cyclotella notata*.

Основная часть опубликованных к настоящему времени данных об ультраструктуре панциря рода *Cyclotella* относится к современным видам (Helmcke, Krieger, 1962; Hasle, 1962, 1972; Round, 1970; Planas, 1972; Lowe, 1975; Генкал, Кузьмин, 1979), с которыми мы имеем возможность сравнить ископаемый материал.

В работе использована терминология, предложенная на III Симпозиуме по современным и ископаемым диатомеям в Киле («Предложения для стандартизации. . .», 1977).

Cyclotella comta (Ehr.) Kütz.

Kützing 1849, p. 20; Van Heurk 1880—1885, p. 214, pl. 92, f. 16—22; Schmidt 1874—1959, taf. 224, f. 1—4, 13—25; Helmcke, Krieger 1962, I, pl. 23—26; Ross, Sims 1972, p. 158, f. 32; Planas 1972, f. 7; Lowe 1975, p. 416, f. 7—10.

Данные световой (СМ, рис. 1, *1—14*) и электронной (ТЭМ, рис. 1, *15*, *16* и СЭМ, рис. 1, *17—22*) микроскопии.[1]

Панцирь дисковидный, со вставочными ободками, заходящими на загиб створки (рис. 1, *17*). Створка круглая, 6.4—27.4 мкм в диам., слегка концентрически волнистая. Средняя часть створки, иногда мелкобугристая, покрыта локулярными ареолами, 0.3—0.4 мкм в диам., расположенными либо беспорядочно в небольших углублениях, либо в радиальных рядах. Ареолы, как правило, не имеют ситовидной мембраны (крибрума), которая, видимо, плохо сохраняется у ископаемых панцирей. В средней части створки — один или несколько центральных подпертых выростов, окруженных тремя подпорками на внутренней поверхности створки (рис. 1, *21*, *22*). На внешней поверхности выростам соответствуют мелкие, 0.1—0.2 мкм в диам., круглые отверстия. Краевая зона, занимающая около половины радиуса, представлена на внешней поверхности узкими ребрами, 40—100 на створке, разделяющими штрихи, которые состоят из двух-трех рядов нежных пор, 45—60 в 10 мкм, чередующихся в шахматном порядке. Штрихи неодинаковой длины и ширины, нередко изогнуты и утолщены на концах. От загиба створки к центру внедряются укороченные штрихи. Густота штрихов у края 20—22 в 10 мкм, в середине створки— 15—17, близ центра — 18—20 в 10 мкм. Число укороченных штрихов в 1.5—3 раза меньше, чем длинных. В конце одного из них отчетливо заметно крупное отверстие (рис. 1, *18*, *19*); оно сквозное, поэтому обычно четко выделяется и на внутренней поверхности створки (рис. 1, *22*), либо прикрыто щелевидным выростом (рис. 1, *21*). Краевая зона на внутренней поверхности представляется гладкой и бесструктурной, поскольку поры в штрихах не являются сквозными. Краевая зона постепенно переходит в загиб створки. Здесь на окончании ребер расположено кольцо краевых подпертых выростов, 5—30 на створке, 3—5 в 10 мкм (рис. 1, *17*, *18*). На внутренней поверхности загиба имеется кольцо овальных или удлиненных по периметру створки камер — альвеол, открывающихся внутрь клетки и разделенных утолщенными перегородками в виде коротких грубых ребер, соединяющих загиб створки с центральной частью; на каждом из них размещается краевой подпертый вырост (рис. 1, *21*, *22*). Через камеры видна структура внешней поверхности (рис. 1, *21*).

[1] Съемка выполнена в Институте геологии Коми филиала АН СССР на микроскопах МБИ-6 и MSM-5 автором, на Tesla BS-500 — инженером Н. С. Сорвачевым; напыление образцов для СЭМ выполнено инженером А. С. Савельевым.

В разрезе Омара *Cyclotella comta* встречена в массе.

Примечания. 1. По структуре центральной части и краевой зоны, наблюдаемой в СЭМ, створки заметно варьируют. Среди них можно отметить следующие варианты: а) с рассеянными ареолами в центральной части, не сгруппированными в ряды (рис. 1, *17*, *18*); б) с ареолами, сгруппированными в радиальные ряды (рис. 1, *22*); в) с более густой штриховкой краевой зоны (рис. 1, *19*); г) со штрихами, собранными в пучки (рис. 1, *20*). В каждом пучке по 5—6 штрихов, причем крайние из них всегда более длинные, а ребра между ними почти вдвое шире остальных. Эти широкие ребра и образуют «теневые линии», видимые в СМ.

2. В СМ за штрихи иногда принимаются ребра, которые в краевой зоне дихотомически ветвятся за счет внедрения от загиба укороченных штрихов. Иногда в СМ заметно кольцо камер на загибе створки, в основании двух-трех соседних штрихов (рис. 1, *3*) — это альвеолы внутренней поверхности створки. Почти всегда в СМ видно отверстие в конце одного из укороченных штрихов.

3. Основным отличием в структуре ископаемых *C. comta* от современных является число центральных подпертых выростов: у современных экземпляров, изученных R. Lowe (1975), насчитывалось 30—39 выростов, рассеянных вместе с локулами или в радиальных рядах, тогда как у ископаемых из разреза Омара отмечено от 1 до 7 центральных подпертых выростов. Общее число локулярных ареол у современных экземпляров обычно значительно больше. У современных форм отмечено до четырех щелевидных выростов на створке, у ископаемых — только один (рис. 1, *21*). Наконец, подпертые выросты у современных экземпляров *C. comta* снабжены 2—4 подпорками; все образцы, изученные в разрезе Омара, имели выросты с тремя подпорками.

Cyclotella notata Loss. sp. nov.

Syn.: *C. comta* var. *trinotata* Hérib. 1903 : 95, pl. 12, f. 26 a—c; Ehrlich 1967 : 297, pl., f. 10, 11; *C. comta* var. *quadrinotata* Hérib. 1903 : 108, pl. 12, f. 27; *C. comta* var. *quinquenotata* Hérib. 1903 : 108, pl. 12, f. 28; Ehrlich 1967 : 298, pl., f. 12.

Данные световой (СМ, рис. 2, *1—15* — см. вклейку) и электронной (ТЭМ, рис. 2, *16* и СЭМ, рис. 2, *17—23*) микроскопии.

Панцирь дисковидный со вставочными ободками (рис. 2, *18*). Створки круглые, выпуклые, 8—16 мкм в диам. Центральное поле небольшое, угловато-округлое, слегка вдавленное в середине. По его периферии расположены крупные, 0.8—1 мкм дл., округлые или овальные углубления типа воронок («глазки» в СМ) в количестве обычно от трех до пяти. Между воронками можно видеть довольно крупные, 0.5—1.1 мкм дл., округлые или овальные бугорки (гранулы) (рис. 2, *18*, *20*, *21*), причем воронки одной створки панциря располагаются напротив бугорков другой створки. Нередко бугорки частично или полностью отсутствуют, скорее всего отпадают. Тогда на месте бугорка видны след от его прикрепления и небольшое, не всегда отчетливое, округлое или удлиненное отверстие (рис. 2, *17*, *19*). В некоторых случаях число воронок и бугорков не совпадает (рис. 2, *18*). Воронки, как и отверстия под бугорками, не являются сквозными и на внутренней поверхности створки не открываются, а заметны там в виде темных пятен (рис. 2, *22а*, *23*). В середине створки — один или несколько (обычно 3—5) центральных подпертых выростов в виде мелких (до 0.2 мкм в диам.) круглых отверстий на внешней поверхности створки; на внутренней поверхности отчетливо видны две подпорки у каждого выроста (рис. 2, *22б*) или (при разрушении подпорок) удлиненные отверстия (рис. 2, *23*). Краевая зона, занимающая $^1/_2$—$^1/_3$ радиуса, образована ребрами, разделяющими штрихи, состоящие из двойных или тройных нежных, 45—60 в 10 мкм, пор, чередующихся в шахматном порядке. Штрихи, 14—20 в 10 мкм (40—80 на створке), разной длины, часто изогнуты, а на концах несколько утолщены. Штрихи, внедряясь между воронками и бугорками, оставляют неровный контур центрального поля; иногда они группируются в сектора. От загиба створки между длинными

штрихами вклиниваются укороченные. На внутренней поверхности створки краевая зона бесструктурна. На загибе створки, у окончания ребер, расположено кольцо краевых подпертых выростов, 3—4 в 10 мкм (6—30 на створке). На внутренней поверхности они находятся на каждом из утолщенных ребер, разделяющих крупные камеры — альвеолы (рис. 2, *22а*, *23*). Щелевидный вырост плохо выражен.

Т и п. СССР: Татарская АССР, бассейн р. Камы, разрез у дер. Омарский Починок, омарский горизонт верхнего плиоцена, 1976, Э. И. Лосева. Хранится в Институте геологии Коми филиала АН СССР (г. Сыктывкар).

Описываемый вид имеет, на первый взгляд, большое сходство с *C. ocellata* Pant. (Pantocsek 1902, p. 104, tab. 15, *318*). Еще A. Ehrlich (1967) отметила, что разновидности *C. comta* var. *trinotata* и *C. comta* var. *quadrinotata* напоминают *C. ocellata*, но отличаются от нее присутствием в краевой зоне теневых линий. Исследования ультраструктуры панциря современной *C. ocellata* (Lowe, 1975; Генкал, Кузьмин, 1979) позволяют сравнить этот вид с *C. notata*. При значительном общем сходстве в строении внешней поверхности створок этих двух видов имеются и существенные различия в деталях строения: а) у *C. ocellata* центр плоский, а у *C. notata* — вдавленный; б) у *C. ocellata* центральное поле, как правило, большое и округлое, а у *C. notata* — небольшое, многоугольное; в) у *C. ocellata* наблюдаются 1—3 центральных подпертых выроста, расположенных асимметрично по отношению к центру, либо они отсутствуют; у *C. notata* — чаще всего от трех до пяти выростов и всегда в центре; г) у *C. ocellata* поры в штрихе расположены в поперечных рядах, а у *C. notata* — в шахматном порядке; д) у *C. ocellata* штрихи обычно расширяются к краю, а у *C. notata* ширина их не меняется, но от загиба створки внедряются многочисленные укороченные штрихи; е) у *C. ocellata* альвеолы имеют вид относительно узких камер, разделенных такими же узкими перегородками (поэтому в СМ не видны «теневые линии»), а краевые подпертые выросты расположены очень редко, иногда их всего два на створке; у *C. notata* альвеолы вытянуты по периметру створки и значительно шире разделяющих их перегородок — ребер (поэтому в СМ ребра отчетливо видны как «теневые линии»), причем на каждом ребре находится краевой подпертый вырост; ж) у *C. ocellata* выросты крупные и значительно шире ребра, а у *C. notata* они небольшие, узкие и за пределы ребра не выдаются.

Наиболее существенным различием между *C. ocellata* и *C. notata*, всегда заметным и в СМ, является строение краевой зоны — характер альвеол и наличие или отсутствие «теневых линий» в СМ.

Форма с тремя углублениями в центре впервые описана F. Héribaud (1903) как *C. comta* var. *trinotata* из миоценовых отложений местонахождения Цейсак Центрального Французского массива. Позднее ее описала A. Ehrlich (1967) из виллафранкских отложений того же района. Формы с четырьмя углублениями, *C. comta* var. *quadrinotata*, и с пятью, *C. comta* var. *quinquenotata*, описаны Héribaud из миоценовых отложений Рош-Ламбер, а Ehrlich отмечены вместе с первой формой. Все эти формы Ehrlich считает эндемичными и ископаемыми. В диатомовых диаграммах из разреза Омара (Лосева, 1978) все эти формы отнесены к *Cyclotella comta* var., поскольку их сближает с *C. comta* сходство в строении краевой зоны. Однако при изучении материала в СЭМ выявились существенные отличия в ультраструктуре этих форм как от *C. comta*, так и от *C. ocellata*.

По-видимому, *C. notata* — вымерший вид; ранее он был найден лишь в неогеновых отложениях Франции. В разрезе Омара встречен в массе.

ЛИТЕРАТУРА

Генкал С. И., Г. В. Кузьмин. (1979). Ультраструктура и морфологическая изменчивость панциря *Cyclotella ocellata* Pant. (*Bacillariophyta*). Нов. сист. низш. раст., 16. — Горецкий Г. И. (1964). Аллювий великих антропогеновых прарек Русской равнины. Прареки Камского бассейна. М., Наука. — Лосева Э. И. (1978). Диатомовые водоросли из разреза Омара в нижнем течении р. Камы. В кн.: Биостратиграфия фанерозоя Северо-Востока европейской части СССР. Тр. Инст.

геол. Коми филиала АН СССР, 25. — Лосева Э. И., И. В. Макарова. (1977). О новом представителе рода *Cyclotella* Kütz. Нов. сист. низш. раст., 14. — Макарова И. В. (1974). О принципах видовой и внутривидовой систематики у диатомовых водорослей. Бот. ж., 59, 2. — Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. (1977). Бот. ж., 62, 2. — Ehrlich A. (1967). Étude de quelques gisements diatomiferes villafranchiens du bassin du Puy. Bul. Assoc. Franç. pour l'étude du Quaternaire, 4. — Hasle G. R. (1962). Three *Cyclotella* species from marine localities studied in the light and electron microscopes. Nova Hedwigia, 4. — Hasle G. R. (1972). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedwigia, 39. — Helmcke J. G., W. Krieger. (1962). Diatomeenschalen im electronmicroscopischen Bild, 1. Weinheim. — Héribaud F. J. (1903). Les Diatomées fossiles d'Auvergne (Second Mémoire). Paris. — Kützing F. T. (1849). Species Algarum. Lepsiae. — Lowe R. L. (1975). Comparative ultrastructure of the valves of some *Cyclotella* species (*Bacillariophyceae*). J. Phycol., 11, 4. — Pantocsek J. (1902). Die Bacillarien des Klebschiefers von Kertsch. Зап. имп. СПб. минерал. общ., 2, 39. — Planas D. (1972). Estudio al microscopio electronico de algunas diatomeas centrales del genero *Cyclotella*. Acta Phytotaxon. Barcinonensia, 9. — Ross R., P. A. Sims. (1972). The fine structure of frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Br. Phycol. J., 7. — Round F. E. (1970). The delineation of the genera *Cyclotella* and *Stephanodiscus* by the light microscopy, transmission and reflecting electron microscopy. Beih. Nova Hedwigia, 31. — Schmidt A. (1874—1959). Atlas der Diatomaceenkunde. Ascherleben—Leipzig. — Van Heurk H. (1880—1885). Synopsis des diatomées de Belgique. Atlas. Anvers.

Институт геологии
Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 30 I 1979

УДК 582.26

В. Г. Харитонов

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ОЗЕРА ЭЛЬГЫГЫТГЫН (АНАДЫРСКИЙ РАЙОН)

V. G. KHARITONOV. DIATOMS IN THE ELGHYGHYTGHYN LAKE (ANADYR REGION)

Приводится список диатомовых водорослей одного из горных олиготрофных озер Чукотского округа. Обсуждается зависимость формирования флор пресноводных микроводорослей от широтно-географического расположения водоемов.

Озеро Эльгыгытгын площадью водного зеркала более 100 км², расположенное в центре Анадырского плато, представляет собой ультраолиготрофный водоем, происхождение которого до сих пор трактуется поразному.[1] В ряде работ (Обручев, 1939; Некрасов, 1958; Жузе, Сечкина, 1960, и др.) приводятся сведения о морфологии, гидрологии, гидрохимии и происхождении озера, к этому мы добавим лишь некоторые собственные данные, полученные при изучении диатомовых водорослей этого водоема в августе 1977 г.

По нашим измерениям, глубина озера более 180 м, прозрачность местами достигает 40 м. Общая минерализация 10—15 мг/л. Активная реакция воды (pH) равнялась 7.0—7.4. Температура в горизонтах ниже 10 и до глубины 100 м оставалась примерно постоянной — около 3° С. Температура поверхностного слоя за весь период наших работ была 3.5—4.0, в ручьях же, впадающих в озеро, она достигала 5—7° С. Видимая часть дна и берега озера покрыты галькой и гравием, на них полностью отсутствуют как высшие водные растения, так и макроскопические водоросли.

Первые сведения о диатомовых водорослях оз. Эльгыгытгын приводятся в работах Т. В. Сечкиной (1956) и А. П. Жузе и Т. В. Сечкиной (1960), изучавших донные отложения озера и выявивших 66 видов диатомей. Среди них 3 вида и 3 разновидности авторы считают новыми для науки.

---

[1] О происхождении оз. Эльгыгытгын существуют три точки зрения: согласно С. В. Обручеву, вулканическое; типичный тектонический провал, считает В. Ф. Белый (цит. по: Жузе, Сечкина, 1960); в настоящее время выдвигается гипотеза о метеоритном происхождении котловины озера.

Однако ограниченность исходного материала (исследовалась лишь одна колонка донных отложений) не позволила в полной мере отразить все своеобразие флоры диатомей этого крайне интересного водоема.

С целью изучения видового состава диатомей этого озера нами были сделаны два разреза с десятью станциями на каждом, где брались пробы с трех горизонтов (0—5, 15—20 и 35—40 м). Помимо этого, были собраны планктонные пробы из прибрежной зоны, глубина которой не превышала 1.5 м. В связи с тем, что прикрепленные и бентосные виды диатомей отражают наиболее типичную и устойчивую экологическую обстановку в водоеме и мало зависят от влияния кратковременного воздействия того или иного экологического фактора, особое внимание было уделено сбору разного рода обрастаний на дне озера, в прибойной зоне и в устьях ручьев. Всего собрано и изучено 186 проб планктона и обрастаний.

В результате изучения выявлен 151 вид диатомей (включающих 200 разновидностей), относящихся к 33 родам и 9 семействам. Из них 85 видов (вместе с 119 разновидностями) для данного озера приводятся нами впервые. Диатомовые водоросли оз. Эльгыгытгын представлены следующими таксономическими группами

Centrophyceae — 5.2%
Pennatophyceae — 94.8%
Araphales — 12.7%
Raphales — 82.1%
Raphidioineae — 16.0%
Monoraphineae — 6.8%
Diraphineae — 48.6%
Aulonoraphineae — 10.7%

Наибольшее видовое разнообразие характерно для родов *Eunotia* Ehr., *Cymbella* Ag., *Pinnularia* Ehr., они содержат соответственно 24, 20, 18 видов. Представители этих родов составляют 39.5% от всех выявленных диатомей. Большая часть диатомовых водорослей оз. Эльгыгытгын представлена широко распространенными эвритермными и эвритопными видами, хотя количество ограниченно распространенных видов также велико и составляет 40%. Среди последних в первую очередь следует отметить такие редкие для водоемов СССР виды, как *Cyclotella ocellata*, *Fragilaria constricta* f. *constricta*, *Eunotia baicalensis*, *E. denticulata*, *E. pseudopectinalis*, *E. suecica*, *Pinnularia savanensis*, *P. timopheevii*, *Cymbella hybrida*, *Surirella lacus baicali* и др. Кроме того, встречены эндемичные для данного озера виды: *Stephanodiscus dubius* var. *arcticus*, *Navicula schirschowii*, *Pinnularia fragilis*, *Surirella grevei*, *S. capronii* var. *anadyrensis*, *S. robusta* var. *ovalis* и др. (рис. 1 и 2 — см. вклейки).

Основу диатомового комплекса оз. Эльгыгытгын, как и в других водоемах бассейна р. Анадырь, составляют виды, индифферентные как в отношении минерализации, так и в отношении pH (см. табл. 1). Несмотря на то

ТАБЛИЦА 1

Количественная эколого-географическая характеристика диатомовых водорослей оз. Эльгыгытгын

Отношение к NaCl	В % от выявленной флоры	Отношение к pH	В % от выявленной флоры	Географическая характеристика	В % от выявленной флоры
gb	15.0	az	12.5	aa	28.5
ind	73.0	ind	52.0	b	11.5
gl	3.5	al	11.5	k	53.0
?	8.5	?	24.0	?	7.0

Примечание. gb — галофоб, ind — индифферент, gl — галофил, az — ацидофил, al — алкалифил, aa — арктическо-альпийский, b — бореальный, k — космополит, ? — виды мало изученные в географическом и экологическом отношениях.

что минерализация воды в озере чрезвычайно мала, количество галофильных диатомей достигает 3.5% — это широко распространенные виды *Stauroneis phoenicenteron*, *S. smithii*, *Navicula radiosa* и другие, не играющие заметной роли в обследованных альгоценозах озера.

Полученные нами результаты подтверждают предположение А. П. Жузе и Т. В. Сечкиной (1960) о приуроченности оз. Эльгыгытгын к субальпийским водоемам олиготрофного типа, диатомовая флора которого носит явно выраженные черты, присущие арктическим водоемам. Можно заметить чрезвычайно незначительное развитие представителей рода *Melosira* Ag. и доминирование в планктоне характернейших для субальпийских водоемов видов *Stephanodiscus dubius* и *Cyclotella ocellata*, а также неожиданное качественное богатство рода *Eunotia*, обычно населяющего в Арктике заболоченные водоемы. Учитывая также большое число редких и эндемичных видов, можно говорить о весьма интересном и своеобразном составе диатомовых водорослей оз. Эльгыгытгын. В этом отношении интересно сравнить данный комплекс диатомей с подобным же из бореальной зоны.

Чтобы показать важность для формирования флоры микроводорослей в том или ином водоеме не только его экологической обстановки, но и географического положения, мы выбрали для сравнения оз. Телецкое. Выбор был обусловлен следующими причинами: несомненное сходство гидрологических и гидрохимических показателей; ярко выраженная олиготрофность обоих озер и особенности развития некоторых систематических групп диатомей; их приуроченность к различным географическим зонам (арктическая и бореальная) и, наконец, приблизительно равная степень изученности.

При сравнении диатомовых комплексов озер Эльгыгытгын и Телецкого обращает на себя внимание относительно высокий коэффициент их флористического сходства (K_{Se}). Выявлено 93 общих вида (табл. 2), в связи с чем K_{Se} (Серенсена) равен 0.5. При этом K_{Se} между представителями порядка *Araphales* вдвое выше (0.78), чем между представителями подпорядка *Aulonoraphineae* (пор. *Raphales*) — 0.38. Этот факт дает основание предполагать, что формирование флоры диатомей в сравниваемых водоемах не настолько обусловлено влиянием экологических факторов, чтобы придавать им превалирующее значение. На родовом уровне также наблюдается значительный размах в показаниях коэффициента флористического сходства. Например, K_{Se} между видами рода *Navicula* — 0.27, а рода *Cymbella* — 0.62. Интересным является тот факт, что арктическо-альпийская группа диатомовых водорослей в оз. Телецком составляет лишь 18% от числа всех обитающих в нем видов, а в оз. Эльгыгытгын их количество превышает 30%, т. е. видовое разнообразие диатомей в последнем почти вдвое беднее. В количественном развитии также существуют различия, обусловленные, как нам кажется, не только экологическими факторами. Например, представители порядка *Araphales* в оз. Эльгыгытгын встречались исключительно редко, а в оз. Телецком виды родов *Fragilaria* Lyngb. и *Synedra* Ehr. достигают высших оценок обилия как в планктоне, так и в бентосе (Порецкий, Шешукова, 1953). Виды подпорядка *Monoraphineae*, также богато представленные в Телецком озере, многие из которых занимают там доминирующее положение, практически отсутствуют в оз. Эльгыгытгын.

Таким образом, приведенные данные позволяют предположить существование в арктических водоемах, кроме общеэкологических, каких-то специфических особенностей, связанных с географическим (высокоширотным) их расположением. Еще в 1938 г. Н. Я. Кузнецов связывал снижение видового состава чешуекрылых для арктической зоны Евразии не столько с особенностями климата, сколько с факторами питания, т. е. наличием определенных элементарных пищевых ниш, в современном понимании. Мы рассматриваем экологическую нишу как совокупность пищевых и параметрических ниш (Абросов, Ковров, 1977), т. е. как многомерную. Основным же фактором географической дифференциации диатомовых

ТАБЛИЦА 2

Систематический список диатомовых водорослей оз. Эльгыгытгын

№ п/п	Вид	Географ. характеристика	Отношение к		Телецкое озеро
			NaCl	pH	
1	*Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs var. *granulata*	k	ind	?	—
2	*M. italica* (Ehr.) Kütz. var. *italica*	k	»	al	+
3	*M. italica* var. *valida* (Grun.) Hust.	?	?	?	+
4	*M. islandica* subsp. *helvetica* O. Müll.	aa	ind	?	+
5	*Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz. var. *comta*	k	»	?	+
6	*C. ocellata* Pant.	b	»	ind	+
7	*C. stelligera* Cl. et Grun.	k	»	»	+
8	*Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea*	k	»	al	—
9	*S. dubius* (Fricke) Hust. var. *dubius*	b	»	?	—
10	*S. dubius* var. *arcticus* Seczkina	aa	gb	al	—
11	*Tetracyclus rupestris* (A. Br.) Grun.	»	ind	az	—
12	*Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata*	k	»	»	+
13	*T. flocculosa* (Roth) Kütz.	aa	gb		+
14	*Meridion circulare* Ag. var. *circulare*	k	»	»	+
15	*M. circulare* var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	k	»	»	+
16	*Diatoma anceps* (Ehr.) Kirchn.	aa	»	?	—
17	*D. elongatum* (Lyhgb.) Ag. var. *elongatum*	k	gl	ind	+
18	*D. hiemale* (Lyngb.) Heib. var. *hiemale*	aa	gb	al	+
19	*D. hiemale* var. *mesodon* (Ehr.) Grun.	»	»	»	+
20	*Fragilaria constricta* Ehr. f. *constricta*	aa	ind	»	—
21	*F. construens* (Ehr.) Grun. var. *construens*	k	»	»	+
22	*F. leptostauron* (Ehr.) Hust. var. *leptostauron*	k	gb	ind	+
23	*F. intermedia* Grun.	k	ind	a.	+
24	*Fragilaria pinnata* Ehr. var. *pinnata*	k	ind	al	+
25	*F. virescens* Ralfs var. *virescens*	b	»	?	+
26	*Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz. var. *arcus*	aa	»	al	+
27	*C. arcus* var. *amphioxis* (Rabenh.) Brun.	»	»	»	+
28	*C. arcus* var. *linearis* Holmboe	»	»	»	—
29	*C. arcus* var. *linearis* f. *recta* (Skv. et Meyer) Pr.-Lavr.	»	»	»	—
30	*Synedra acus* Kütz. var. *acus*	k	»	»	+
31	*S. capitata* Ehr.	k	»	ind	+
32	*S. ulna* (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*	k	»	»	+
33	*S. ulna* var. *biceps* (Kütz.) Schönf.	k	»	»	+
34	*S. tenera* W. Sm.	aa	»	?	+
35	*Asterionella formosa* Hass.	k	»	ind	+
36	*Eunotia alpina* (Näg.) Hust.	aa	»	?	—
37	*E. arcus* Ehr. var. *arcus*	k	»	?	+
38	*E. arcus* var. *bidens* Grun.	k	»	?	—
39	*E. baicalensis* Skv.	aa	gb	?	—
40	*E. bigibba* Kütz. var. *bigibba*	»	ind	az	—
41	*E. bigibba* var. *pumila* Grun.	»	»	az	—
42	*E. crista-galli* Cl.	»	»	?	+
43	*E. denticulata* (Bréb.) Rabenh. var. *denticulata*	»	»	?	—
44	*E. exigua* (Bréb.) Rabenh. var. *exigua*	k	gb	?	—
45	*E. fabba* (Ehr.) Grun.	aa	»	az	—
46	*E. fallax* A. Cl. var. *fallax*	k	»	»	—
47	*E. fallax* var. *gracillima* Krasske	k	»	»	—
48	*E. flexuosa* (Bréb.) Kütz.	k	ind	ind	—
49	*E. luna* Ehr.	?	?	?	—
50	*E. lunaris* (Ehr.) Grun.	k	ind	ind	+
51	*E. lunaris* var. *capitata* Grun.	k	»	»	—
52	*E. monodon* Ehr. var. *monodon*	k	gb	az	—
53	*E. monodon* var. *major* (W. Sm.) Hust.	k	»	»	+
54	*E. parallela* Ehr. var. *parallela*	aa	ind	»	—
55	*E. parallela* f. *angusta* Grun.	»	»	»	—
56	*E. parallela ventralis* (Ehr.) Grun.	»	»	»	—
57	*E. papilio* (Grun.) Hust.	»	»	»	—
58	*E. praerupta* Ehr. var. *praerupta*	k	gb	»	+
59	*E. praerupta* var. *bidens* (W. Sm.) Grun.	k	»	»	+
60	*Eunotia praerupta* var. *muscicola* Pet	aa	»	az	—
61	*E. pseudopectinalis* Hust.	»	»	?	—
62	*E. septentrionalis* Østr. var. *septentrionalis*	»	»	?	—
63	*E. sudetica* O. Müll.	b	ind	?	+

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п/п	Вид	Географ. характеристика	Отношение к		Телецкое озеро
			NaCl	pH	
64	*E. suetica* A. Cl.	aa	gb	ind	—
65	*E. tenella* (Grun.) Hust.	b	»	az	—
66	*E. triodon* Ehr.	aa	»	»	—
67	*E. valida* Hust.	»	ind	?	—
68	*E. veneris* (Kütz.) O. Müll.	»	gb	?	+
69	*Cocconeis placentula* Ehr. var. *placentula*	k	ind	ind	+
70	*C. thumensis* A. Mayer	b	»	»	+
71	*Eucocconeis flexella* Kütz.	aa	»	»	+
72	*E. lapponica* Hust.	»	»	?	+
73	*E. onegensis* Wisl. et Kolbe	»	»	?	—
74	*Achnanthes borealis* A. Cl.	»	»	ind	+
75	*A. exigua* Grun. var. *exigua*	k	»	?	—
76	*A. exilis* Kütz.	k	»	ind	+
77	*A. linearis* (W. Sm.) Grun. var. *linearis*	k	»	?	+
78	*A. peragalloi* Brun. et Herib.	k	»	?	+
79	*Diploneis elliptica* (Kütz.) Cl. var. *elliptica*	k	»	ind	+
80	*D. parma* Cl.	aa	»	»	—
81	*D. smithii* var. *pumila* (Grun.) Hust.	?	?	?	+
82	*Frustulia rhomboides* (Ehr.) D. T. var. *rhomboides*	aa	ind	ind	+
83	*Anomoeoneis elliptica* Zakrz.	k	gl	»	—
84	*Stauroneis acuta* W. Sm.	k	ind	»	+
85	*S. anceps* Ehr. var. *anceps*	k	»	az	+
86	*S. anceps* f. *gracilis* (Ehr.) Cl.	k	»	ind	—
87	*S. dilatata* Ehr.	aa	»	»	—
88	*S. phoenicenteron* Ehr. var. *phoenicenteron*	k	gl	»	+
89	*S. smithii* var. *karelica* Wisl. et Kolbe	b	»	»	+
90	*Navicula anglica* Ralfs var. *anglica*	k	ind	»	+
91	*N. gracilis* Ehr.	b	»	»	+
92	*N. lanceolata* (Ag.) Kütz. var. *lanceolata*	k	»	»	+
93	*N. lanceolata* var. *tenella* A. S.	k	»	»	—
94	*Navicula placentula* (Ehr.) Grun. var. *placentula*	b	»	»	+
95	*N. placentula* f. *rostrata* A. Mayer	b	»	»	+
96	*N. radiosa* Kütz. var. *radiosa*	k	gl	»	+
97	*N. schirschowii* Seczkina	?	?	?	—
98	*N. schoenfeldii* Hust. var. *schoenfeldii*	aa	ind	ind	—
99	*N. viridula* Kütz.	b	»	»	+
100	*Pinnularia borealis* Ehr. var. *borealis*	k	»	»	+
101	*P. brevicostata* Cl. var. *brevicostata*	k	»	»	+
102	*P. dactilus* Ehr.	aa	?	?	
103	*P. divergentissima* (Grun.) Cl. var. *divergentissima*	»	ind	?	+
104	*P. episcopales* Cl. var. *episcopales*	»	»	?	—
105	*P. fragilis* Seczkina	?	?	?	—
106	*P. gibba* Ehr. var. *gibba*	b	ind	ind	—
107	*P. gibba* var. *baicalensis* Skv.	b	»	»	—
108	*P. hemiptera* (Kütz.) Cl. var. *hemiptera*	k	»	»	—
109	*P. isostauron* Grun.	aa	»	?	—
110	*P. lata* (Bréb.) W. Sm. var. *lata*	b	»	ind	—
111	*P. lata* var. *thueringiaca* (Rabenh.) A. Mayer	b	»	»	+
112	*P. leptosoma* Grun. f. *leptosoma*	k	»	»	—
113	*P. major* (Kütz.) Cl. var. *major*	k	»	»	+
114	*P. microstauron* (Ehr.) Cl. var. *microstauron*	k	»	»	+
115	*P. microstauron* var. *brebissonii* (Kütz.) Hust.	k	»	»	—
116	*P. polyonca* (Bréb.) O. Mül. var. *polyonca*	aa	gb	?	—
117	*P. savanensis* Boye P.	?	?	?	—
118	*P. stauroptera* Grun. var. *stauroptera*	k	ind	ind	—
119	*P. stauroptera* var. *semicruciata* Cl.	k	»	»	—
120	*P. subcapitata* Greg. var. *subcapitata*	k	»	»	+
121	*P. timofeevii* Scabitsch.	aa	?	?	—
122	*P. viridis* (Nitzsch) Ehr. var. *viridis*	»	ind	ind	+
123	*P. viridis* var. *sudetica* (Hilse) Hust.	»	»	»	+
124	*Neideum affine* (Ehr.) Cl. var. *affine*	k	»	»	—
125	*N. affine* var. *amphirhynchus* (Ehr.) Cl.	k	»	»	+
126	*N. affine* var. *longiceps* (Greg.) Cl.	aa	»	»	+
127	*N. dilatatum* (Ehr.) Cl. var. *dilatatum*	b	»	»	—
128	*N. dilatatum* var. *jacuticum* Kiss.	b	»	»	—
129	*N. iridis* (Ehr.) Cl. var. *iridis* f. *iridis*	k	gb	»	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п/п	Вид	Географ. характеристика	Отношение к		Телецкое озеро
			NaCl	pH	
130	*N. iridis* var. *iridis* f. *vernale* Reich.	k	ind	»	+
131	*Neideum iridis* var. *ampliatum* (Ehr.) Cl.	k	gb	»	+
132	*N. iridis* var. *diminutum* (Pant.) Wisl. et Kolbe	k	ind	»	—
133	*N. productum* (W. Sm.) Cl.	k	»	»	—
134	*Caloneis bacillum* (Grun.) Mer. var. *bacillum*	k	»	»	—
135	*C. silicula* (Ehr.) Cl. var. *silicula*	k	»	»	+
136	*C. silicula* var. *alpina* Cl.	aa	»	»	+
137	*C. silicula* var. *longissima* Schirschow	»	»	»	—
138	*C. silicula* var. *inflata* Grun.	k	»	al	+
139	*C. silicula* var. *jenisseiensis* Grun.	k	»	»	—
140	*Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. var. *acuminatum*	k	»	»	+
141	*G. acuminatum* var. *gallicum* (Grun.) Cl.	k	»	»	+
142	*Amphora ovalis* Kütz. var. *ovalis*	k	»	»	+
143	*Cymbella aequalis* W. Sm.	k	»	ind	+
144	*C. alpina* Grun.	k	gb	?	—
145	*C. angustata* (W. Sm.) Cl.	aa	ind	?	+
146	*C. aspera* (Ehr.) Cl.	b	gb	ind	—
147	*C. cesatii* (Rabenh.) Grun.	k	ind	»	—
148	*C. cistula* (Hemp.) Kirchn. var. *cistula*	k	»	al	+
149	*C. cuspidata* Kütz.	k	»	ind	+
150	*C. ehrenbergii* Kütz. var. *ehrenbergii*	k	»	»	+
151	*C. gracilis* (Rabenh.) Cl.	aa	gb	»	+
152	*C. hebridica* (Greg.) Grun.	»	ind	az	—
153	*C. helvetica* Kütz. var. *helvetica*	k	»	ind	+
154	*C. helvetica* var. *curta* Cl.	k	»	»	—
155	*C. hybrida* Grun. var. *hybrida*	b	»	»	—
156	*C. lanceolata* (Ehr.) V. H. var. *lanceolata*	k	»	al	+
157	*C. leptoceros* (Ehr.) Grun.	b	»	»	+
158	*C. naviculiformis* Auersw.	k	»	ind	+
159	*C. prostrata* (Berk.) Cl.	k	»	»	—
160	*C. pusilla* Grun.	k	gl	al	—
161	*C. sinuata* Greg. var. *sinuata*	k	ind	ind	+
162	*C. stuxbergii* Cl. var. *stuxbergii*	aa	»	»	+
163	*C. ventricosa* Kütz. var. *ventricosa*	k	»	»	+
164	*C. ventricosa* var. *hankensis* Skv.	k	»	»	—
165	*Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt	aa	»	»	+
166	*Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *acuminatum*	k	»	»	—
167	*G. angustatum* (Kütz.) Rabenh. var. *angustatum*	k	»	az	+
168	*G. angustatum* var. *productum* Grun.	k	»	»	+
169	*G. angustatum* var. *sarcofagus* (Greg.) Grun.	k	»	»	—
170	*G. constrictum* Ehr. var. *constrictum*	b	»	ind	+
171	*G. constrictum* var. *hedinii* (Kütz.) Zabelina	aa	gb	?	—
172	*G. intricatum* Kütz. var. *intricatum*	k	ind	ind	+
173	*G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz. var. *olivaceum*	k	»	»	+
174	*G. parvulum* (Kütz.) Grun. var. *parvulum*	k	»	»	—
175	*G. parvulum* var. *lagenulum* (Kütz? Grun.) Hust.	k	»	»	—
176	*G. quadripunctatum* (Østr.) Wisl. var. *quadripunctatum*	b	»	»	+
177	*G. ventricosum* Greg. var. *ventricosum*	aa	»	»	+
178	*Epithemia turgida* (Ehr.) Kütz. var. *turgida*	k	»	»	+
179	*Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun.	k	»	»	+
180	*H. amphioxys* var. *capitata* O. Müll.	k	»	»	—
181	*Nitzschia angustata* (W. Sm.) var. *angustata*	k	»	»	+
182	*N. fonticola* Grun. var. *fonticola*	b	»	»	+
183	*N. fonticola* var. *baicalensis* (Skv.) Kiss.	b	?	»	+
184	*N. kuetzingiana* Hilse	k	»	»	+
185	*N. linearis* W. Sm. var. *linearis*	k	»	»	+
186	*N. palea* (Kütz.) W. Sm. var. *palea*	k	»	»	+
187	*N. palea* var. *tenuirostris* Grun.	b	»	»	—
188	*N. romana* Grun.	k	»	»	+
189	*Stenopterobia intermedia* Lewis	aa	»	»	—
190	*Surirella biseriata* Bréb. var. *biseriata*	k	»	»	+
191	*S. capronii* Bréb. var. *capronii*	k	»	?	—
192	*S. capronii* var. *anadyrensis* Seczkina	?	?	?	—
193	*S. gravei* Seczkina	?	?	?	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п/п	Вид	Географ. характеристика	Отношение к		Телецкое озеро
			NaCl	pH	
194	*S. lacus baicali* Skv. var. *lacus baicali*	?	?	?	—
195	*S. ovalis* Bréb.	k	gl	ind	+
196	*S. robusta* Ehr. var. *robusta*	k	gb	»	—
197	*S. robusta* var. *ovalis* Seczkina	?	?	?	—
198	*S. robusta* var. *splendida* Ehr.	k	ind	ind	—
199	*S. spiralis* Kütz.	aa	»	?	—
200	*S. tenera* Greg. var. *tenera*	k	»	ind	—

Примечание. Знак «+» — вид присутствует, знак «—» — вид не обнаружен. Остальные обозначения те же, что и в табл. 1.

водорослей считаем закономерное изменение количества последних в меридиональном направлении, а не отдельные проявления климата, как, например, температура и амплитуда ее колебаний (Обух, 1963; Музафаров, 1965), химизма вод (Gessner, 1955; Ruttner, 1959) или геоморфологических условий (Donat, 1926, 1927) и т. д.

Но, несмотря на имеющиеся разногласия в выделении главенствующих факторов, влияющих на распространение микроводорослей и недостаточную еще степень изученности региональных флор, у большинства альгологов не вызывает сомнений, что существуют вполне определенные закономерности в географическом распространении пресноводных водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Абросов Н. С., Б. Г. Ковров. (1977). Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Новосибирск, Наука. — Жузе А. П., Т. В. Сечкина. (1960). Диатомовые водоросли в донных отложениях оз. Эльгыгытгын (Анадырское плоскогорье). Тр. лаб. озероред. АН СССР, 10. — Кузнецов Н. Я. (1938). Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материалов по чешуекрылым). Тр. Зоол. инст. АН СССР, 5, 1. — Музафаров А. М. (1965). Флора водорослей водоемов Средней Азии. Ташкент, Наука. — Некрасов И. А. (1958). Экспедиция на оз. Эльгыгытгын. В кн.: Проблемы Севера, 1. М., Изд. АН СССР. — Обручев С. В. (1939). Древнее оледенение и четвертичная история Чукотского округа. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., 2. — Обух П. А. (1963). Очерк флоры р. Прут. Бот. ж., 48, 2. — Порецкий В. С., В. С. Шешукова. (1953). Диатомовые Телецкого озера и связанных с ним рек. В кн.: Диатомовый сборник. Изд. ЛГУ. — Сечкина Т. В. (1956). Новые диатомовые из грунтов озера Эльгыгытгын Анадырского района. Бот. мат. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 11. — Donat A. (1926). Zur Kenntniss der Desmidiaceen des norddeutschen Flachlandes. Eine soziologisch-geographische Studie. Pflanzenforschung, 5. — Donat A. (1927). Über die geographische Verbreitung des Süsswasseralgen in Europa. Beitr. Syst. Pflanzengeogr., 4. — Gessner F. (1955). Hydrobotanik, 1. Berlin. — Ruttner F. (1959). Einige Beobachtungen über das Phytoplankton norditalienischer Seen. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 11.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 XII 1979.

УДК 581.526.3 (584.5)

Р. П. Манохина

ФЕНОЛОГИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ В ДУШАНБЕ

R. P. MANOCHINA. THE PHENOLOGY OF THE ORNAMENTAL LITTORAL AQUATIC PLANTS IN DUSHANBE

Приводятся результаты наблюдений, проведенных в г. Душанбе за прибрежно-водными растениями. Эти растения относятся как к микротермным, происходящим из континентальных областей и зимующим в Душанбе в открытых водоемах, так и к макротермным, происходящим из тропиков и субтропиков, нуждающимся в хранении зимой в помещениях с температурой не ниже 10° С. Все прибрежно-водные растения нашей коллекции начинают свое развитие очень рано, быстро зацветают, хорошо развиваются и могут быть использованы в озеленении городов и поселков Центрального Таджикистана.

Озеленение городов имеет особенно большое значение для районов с жарким и засушливым климатом. Одним из элементов благоустройства и озеленения городов являются водоемы, необходимые для значительного смягчения микроклимата. Около воды прохладнее и относительная влажность воздуха выше. Посадки декоративных прибрежно-водных растений значительно повышают эстетические качества и санитарно-гигиеническое значение водоемов. Известно, что с единицы поверхности прибрежно-водных растений испаряется влаги на 30% больше, чем с той же единицы чистой поверхности воды (Браславский, Вакулина, 1954; Gessner, 1959). Прибрежно-водные растения выделяют фитонциды, обладающие бактерицидным, протистоцидным и фунгицидным действием, способным стимулировать рост и развитие остальных организмов, предотвращать порчу воды и создавать благоприятные условия для жизни гидробионтов (Гуревич, Ястребова, 1977). Большую роль прибрежно-водные растения играют в самоочищении водоемов (Мережко, 1977; Свердлов, Рокшевская, 1977).

Однако эта группа растений до сих пор не нашла себе должного места в озеленении городов. Это связано с малой изученностью их биологии и экологии, а также с затруднениями в строительстве водоемов для них.

В основном прибрежно-водные растения изучаются в естественных условиях произрастания, исследованию в культуре посвящено очень мало работ, которые касаются преимущественно представителей сем. *Nymphaeaceae* (Caspary, 1855; Липский, 1900; Комаров, 1905; Conard, 1905; Henkel, 1907; Сердюков, 1950; Блиновский, 1952; Волькович, Сурин 1954; Соколов, 1955; Копылов, 1956; Селезнева, 1957; Волькович, 1958; Прикладнов, Волькович, 1958; Турдиев, 1959, 1960, 1961; Немудров, 1960; Шехов, 1967, 1977; Баданова, 1964, 1968; Мурдахаев, 1965, 1969, 1970, 1971, 1975; Васильев, Рухадзе, 1967; Капанидзе, 1968, 1970, 1973, и др.).

Из всех этих исследователей лишь Н. В. Капанидзе (1973) изучал, помимо кувшинковых, еще и болотноцветник щитолистный *Nymphoides peltata*, З. С. Волькович (1958) — эйхорнию толсточерешковую *Eichhor-*

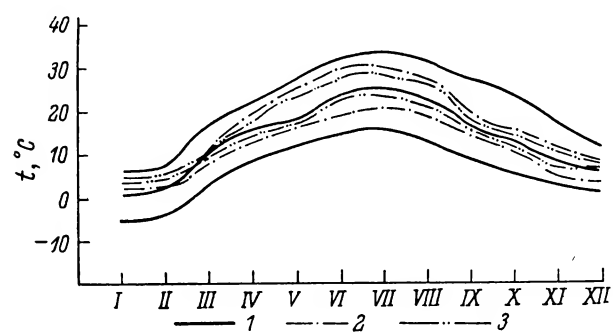


Рис. 1. Среднемесячные температуры воздуха и воды в открытом водоеме в Душанбинском ботаническом саду.

1 — температура воздуха минимальная, средняя и максимальная; *2* — температура поверхностного слоя воды минимальная и максимальная; *3* — температура воды на дне водоема (глубина 60 см) минимальная и максимальная.

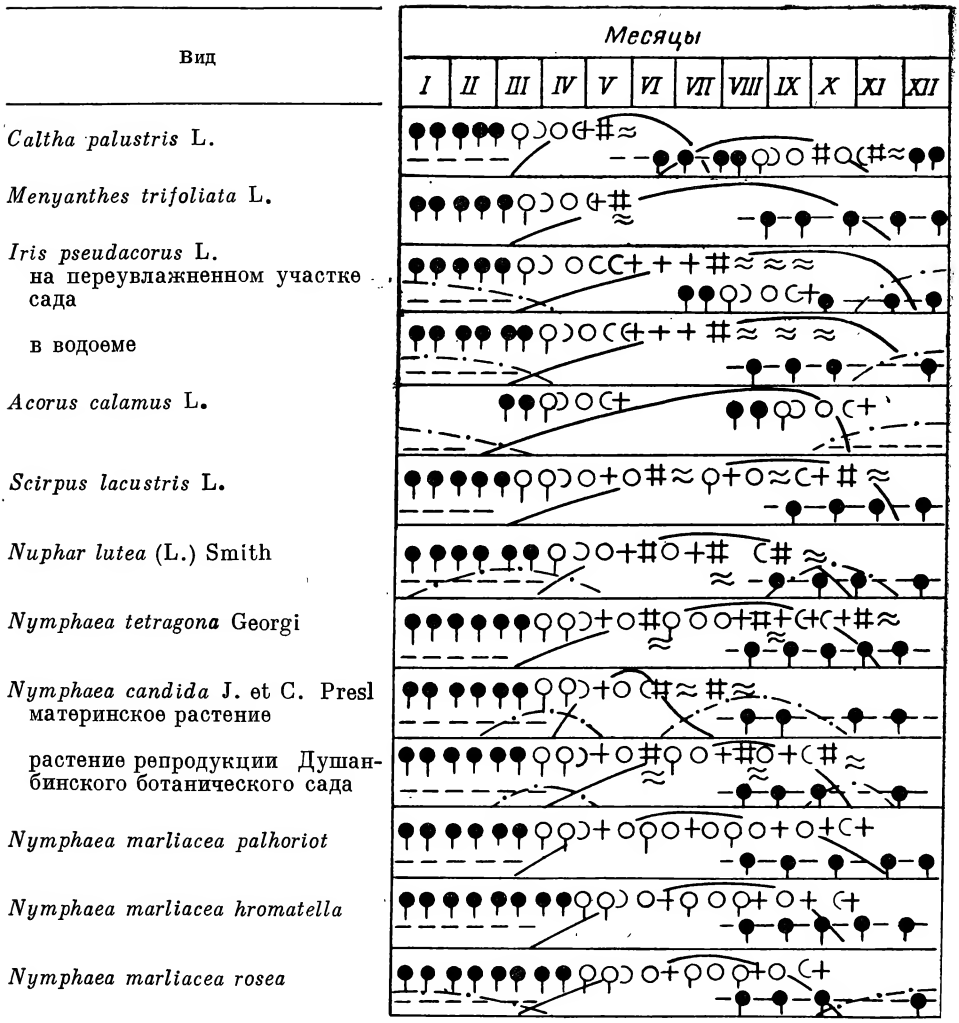


Рис. 2. Ритм развития микротермных прибрежно-водных растений в Душанбинско ботаническом саду.

Изменение площади поверхности: *1* — надводных листьев, *2* — подводных (или зимних) листьев заложение: *3* — листьев, *4* — бутонов; *5* — бутонизация; *6* — начало цветения; *7* — полное цве ние; *8* — конец цветения; *9* — незрелые плоды; *10* — зрелые плоды; *11* — обсеменение.

nia crassipes, Ю. М. Мурдахаев (1970) — эйхорнию толсточерешкову и он же (1975) — водяной орех плавающий *Trapa natans*. Работы по изу чению других прибрежно-водных растений в культуре мы не встречал

Мы проводили работу с 1969 по 1975 г., а отдельные наблюдения опыты — по 1979 г. Наша работа была связана с подбором ассортимен прибрежно-водных растений для озеленения городов Таджикистан

Душанбинский ботанический сад Института ботаники АН Таджи ской ССР является одним из самых южных ботанических садов ССС Климат г. Душанбе резко континентальный, отличается жарким и засу ливым летом. Среднемесячная температура воздуха в июле составля 28, максимальная — до 42° С. Среднемесячная относительная влажнос воздуха в июне 42—53, а среднемесячная минимальная — 20—30' Зима короткая и сравнительно холодная. Средняя температура возду в январе 1.4, минимальная — —15°, иногда наблюдаются кратковреме ные понижения до —26° С (Махмудов, 1965).

Наблюдения за прибрежно-водными растениями в ботаническом са мы проводили в двух бетонированных водоемах: один площадью 472



с глубиной от 50 до 70 см, другой — 36 м² с глубиной до 75 см, а за касатиком ложноаировым *Iris pseudacorus* — на сильно увлажненном «заболоченном» участке сада.

На основании четырехлетних наблюдений (1969—1972) за температурой воды с помощью минимальных, максимальных и срочных термометров, плавающих на поверхности воды и лежащих на дне, выяснилось, что максимальная температура воды на дне открытого водоема в июне до 33°. Летом на поверхности воды по утрам (7 ч) бывает холоднее, чем на дне (50—60 см), на 1—3°, а к вечеру (18 ч) поверхностный слой становится на 1—3° теплее, чем на дне. В январе минимальная температура воды на дне иногда опускается до 1, средняя из минимальных — 3°, в поверхностном слое воды температура 0—1°. С конца декабря до середины февраля водоемы часто покрываются льдом до 15 см толщиной. На рис. 1 показана среднемесячная температура воздуха и воды, где видно, что средняя минимальная температура воды приближается к средней температуре воздуха.

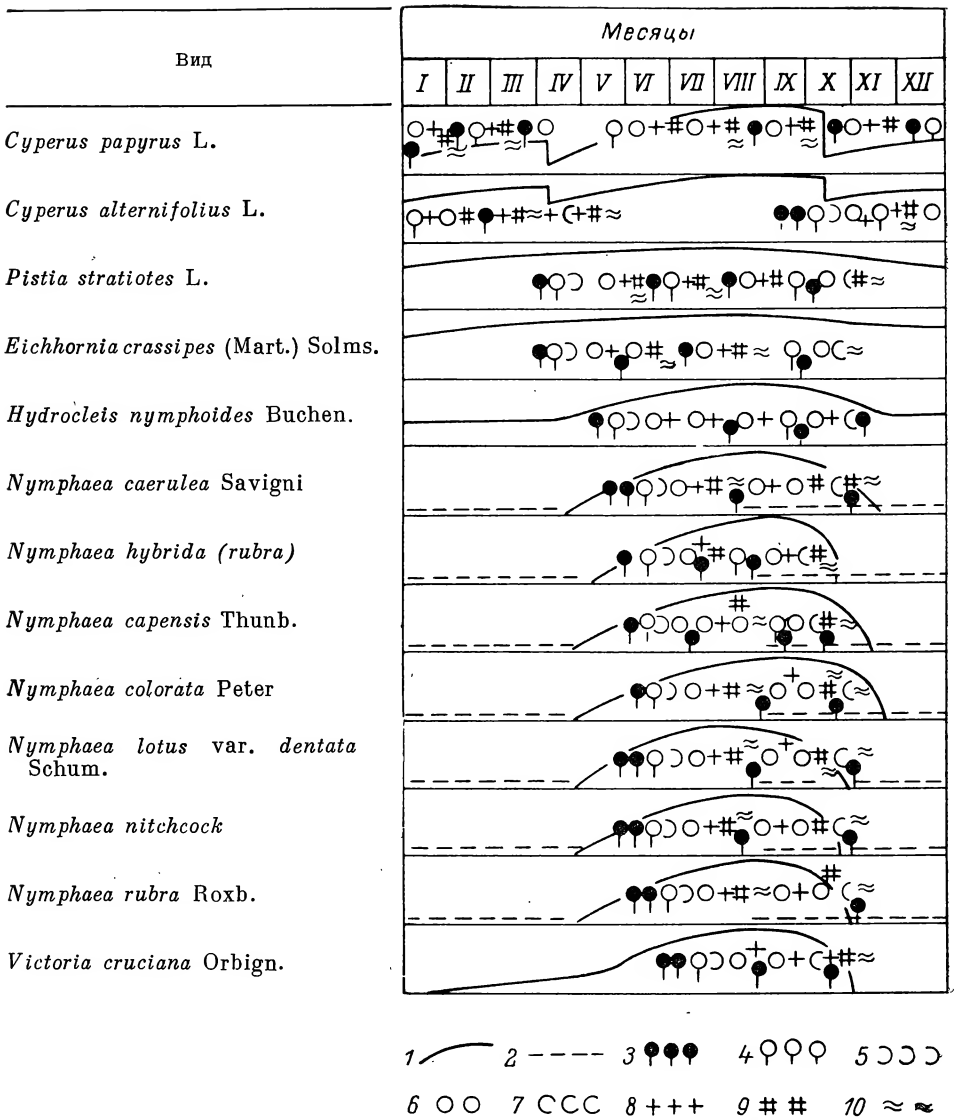


Рис. 3. Ритм развития макротермных прибрежно-водных растений в Душанбинском ботаническом саду.

1 — изменение площади поверхности листьев, *2* — заложение листьев, *3* — заложение бутонов, *4* — бутонизация, *5* — начало цветения, *6* — полное цветение, *7* — конец цветения, *8* — незрелые плоды, *9* — зрелые плоды, *10* — обсеменение.

Определение активной реакции воды в открытом водоеме с помощью универсальной индикаторной бумаги показало, что в основном pH воды нейтральная. Она слегка повышается в период массового развития водорослей весной, но постоянная замена воды вновь восстанавливает нейтральную реакцию.

Растения выращивали в асбоцементных кольцах (50 см в диаметре и высотой не ниже 25 см), поставленных на дно водоема. В кольца засыпали питательную смесь, состоящую из старопахотной земли и хорошо перепревшего перегноя в равных отношениях или из 5 частей тяжелого лёссовидного суглинка и 1 части птичьего помета. В обоих случаях растения хорошо росли и развивались. Ритмы их развития приведены на рис. 2 и 3, где в основу расположения растений взят срок их зацветания.

Наша коллекция состоит из микротермных и макротермных видов. Микротермные виды растений зимуют без повреждений в открытом во-

доеме. У всех них, за исключением стрелолиста, лотоса и болотноцветника *Nymphoides*, происходит зимний медленный рост вегетативных и даже генеративных органов, заложенных еще в августе—сентябре. Этим обусловливается раннее начало вегетации уже в конце февраля или в первых числах марта. Позже всех, в апреле, начинают вегетировать стрелолисты, лотос и болотноцветник. Максимальное развитие листовой поверхности у прибрежно-водных растений отмечается в июле—августе, а у касатика ложноаирова *Iris pseudacorus*, аира обыкновенного *Acorus calamus*, камыша озерного *Scirpus lacustris* и рогоза *Typha* к осени — в августе—сентябре.

Генеративные почки у *Caltha palustris*, *Scirpus lacustris*, *Iris pseudacorus*, *Nuphar lutea* и кувшинки *Nymphaea* закладываются уже в августе предшествующего цветению года. Поэтому эти растения начинают цвести раньше других. Первой, в марте, зацветает калужница болотная. Вторично она цветет осенью. Интересно, что касатик ложноаировый в водоеме цветет один раз в год (однажды наблюдалось повторное цветение в водоеме в декабре), а на сильно увлажненном участке сада он цветет дважды: в апреле и в августе—сентябре. Камыш, кубышка и кувшинка цветут с апреля по сентябрь. Несколько позднее, в мае, цветут растения, у которых бутоны закладываются весной: рогоз *Typha*, стрелолист *Sagittaria*, дербенник иволистный *Lythrum salicaria*, людвигия иссополистная *Ludwigia hissopifolia*, сусак зонтичный *Butomus umbellatus*, лотос орехоносный *Nelumbo nucifera*. Позже всех, в июне, зацветает эвриала устрашающая *Euryale ferox*.

Созревание семян у большей части водных растений начинается через месяц после начала цветения. Долго, в течение 3 месяцев, созревают семена у касатика, дербенника, рогоза. У сусака и гибридных кувшинок семена не завязываются. Однако они очень хорошо и быстро размножаются вегетативно. Так, сусак, высаженный одним клубеньком, к осени дает их свыше 10 тыс. Они мелкие и сравнительно легко отделяются от корневища при прикосновении к ним или при колебаниях воды.

Макротермные водные растения переносят на зиму во влажный песок или в водоемы и аквариумы в помещения с температурой воздуха не ниже 10° С. В конце апреля или в мае их высаживают в открытые водоемы, где они быстро начинают образовывать листья. Наиболее интенсивное развитие листовой поверхности происходит в июле—августе. Цвести термофильные растения начинают с июня, а виктория Круса *Victoria cruciana* — с июля. Цветение обильное и продолжительное. Цветки у большинства термофильных растений очень декоративны и красочны. Невзрачные цветки — у писции *Pistia stratiotes* и сыти *Cyperus*. Почти все растения этой группы обильно плодоносят. Семена созревают через месяц после начала цветения. Мало семян завязывает эйхорния толсточерешковая *Eichhornia crassipes* и совсем не дает семян гидроклейс кувшинковидный *Hydrocleis nymphoides*.

Все прибрежно-водные растения, как микротермные, так и термофильные, хорошо и быстро размножаются вегетативно. От четырех высаженных весной растений эйхорнии к осени было получено более 2500 новых растений.

Прибрежно-водные растения имеют хорошо развитую корневую систему и большинство видов — крупные корневища или клубни, служащие для запасания питательных веществ и для размножения.

Таким образом, исследованные растения вполне могут культивироваться в низкогорных районах Центрального Таджикистана, куда относится г. Душанбе. Здесь они хорошо растут, цветут и размножаются как семенами, так и вегетативно. Все они очень декоративны и могут быть рекомендованы для оформления водоемов в городах и поселках вышеназванных районов. Исключение составляет калужница болотная, которая в нашем районе слабо развивается, медленно размножается вегетативно, дает мало семян, вырастить взрослое растение из которых нам не удалось.

ЛИТЕРАТУРА

Баданова К. А. (1964). Опыт культуры нимфейных в Сочи. Сб. трудов по зеленому строительству, 2. М., Лесная промышленность. — Баданова К. А. (1968). Изучение ассортимента и агротехники выращивания нимфейных на Черноморском побережье Большого Сочи. Автореф. канд. дис. Сухуми. — Блиновский К. А. (1952). Опыт культуры лотоса. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 14. — Браславский А. Н., З. А. Вакулина. (1954). Нормы испарения с поверхности водохранилищ. Л. — Васильев В. А., П. Е. Рухадзе. (1967). Сухумский ботанический сад. Путеводитель. Тбилиси, Мецниерба. — Волькович З. С. (1958). Водный гиацинт *Eichhornia crassipes* Solms. сем. *Pontederiaceae*. Бюл. Сибирск. бот. сада, 5. — Волькович З. С., А. И. Сурин. (1954). Виктория регия. Бюл. Сибирск. бот. сада, 4. — Гуревич Ф. А., О. Д. Ястребова. (1977). Фитонцидные свойства высших водных и прибрежно-водных растений. I Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным раст. Борок. — Капианидзе Н. В. (1968). Некоторые нимфейные в условиях Тбилиси. Докл. науч. сессии Совета бот. садов Закавказья по вопросам цветоводства и декоративного садоводства. Баку. — Капианидзе Н. В. (1970). Лотос орехоносный в условиях Тбилиси. Докл. науч. сессии работников бот. сада и зел. строит. Тбилиси. — Капианидзе Н. В. (1973). Биоэкология некоторых декоративных растений в условиях Тбилиси. Автореф. канд. дис. Тбилиси. — Комаров В. Л. (1905). *Victoria regia* Lindl. и другие водные и болотоцветные растения тропиков. В кн.: Иллюстрированный путеводитель по императорскому ботаническому саду. СПб. — Копылов И. В. (1956). Опыт культуры тропических водяных и болотных растений в Сухумском ботаническом саду. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 26. — Липский В. И. (1900). Краткий путеводитель по императорскому ботаническому саду. СПб. — Махмудов Х. (1965). Климат Душанбе. Душанбе. — Мережко А. И. (1977). Эколого-физиологические исследования высших водных растений в связи с их ролью в самоочищении водоемов. I Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным раст. Борок. — Мурдахаев Ю. М. (1965). Опыт выращивания некоторых водных растений в ботаническом саду АН УзССР. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 3. Ташкент. — Мурдахаев Ю. М. (1969). О цветении и плодоношении некоторых представителей сем. кувшинковых (*Nymphaeaceae* DC.). В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 5. Ташкент. — Мурдахаев Ю. М. (1970). Интродукция водяного гиацинта *Eichhornia crassipes* Solms. в открытые водоемы ботанического сада АН УзССР и его биоморфология. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 7. Ташкент. — Мурдахаев Ю. М. (1971). Интродукция некоторых представителей кувшинковых (*Nymphaeaceae* DC.) в открытые водоемы Ташкентского оазиса. Автореф. канд. дис. Ташкент. — Мурдахаев Ю. М. (1975). Биологические особенности видов рода *Trapa* L., интродуцированных ботаническим садом АН УзССР в Ташкенте. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 12. Ташкент. — Немудров А. И. (1960). Опыт выращивания виктории в ботаническом саду АН Туркменской ССР. Изв. АН ТССР, отд. биол. наук, 4. — Прикладнов Н. Е., З. С. Волькович. (1958). Виктория в Сибирском ботаническом саду. Бюл. Сибирск. бот. сада, 5. — Свердлов В. С., А. В. Рокшевская. (1977). Влияние высшей водной растительности на процесс самоочищения дождевого стока, содержащего трудноокисляемые примеси. I Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным раст. Борок. — Селезнева В. А. (1957). Опыт выращивания виктории в Главном ботаническом саду. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 28. — Сердюков Б. В. (1950). Культура виктории регии в Тбилисском ботаническом саду. Бюл. бот. сада, 6. — Соколов С. Я. (1955). Акклиматизация растений и культурно-просветительная работа в Аптекарском саду. В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство, 4. М.; Л. — Турдиев С. Ю. (1959). Цветение виктории в Ленинграде. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 3. — Турдиев С. Ю. (1960). Некоторые особенности прорастания семян и формирования проростков нимфейных. Тр. Алма-Атинского бот. сада АН КазССР, 5. — Турдиев С. Ю. (1961). Нимфейные и биологические основы их культуры. В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство. Алма-Ата. — Шехов А. Г. (1967). Лотос в дельте р. Кубани. Бот. ж., 47, 6. — Шехов А. Г. (1977). Лотосу Кубани — более четверти века. Бот. ж., 62, 3. — Caspary R. (1855). Über Wärmeentwicklung in der Blüte von *Victoria regia* Lindl., 3. Berlin. — Conard H. S. (1905). The waterlilies, a monograph of the genus *Nymphaea*. Washington. — Gessner F. (1959). Hydrobotanik, 2. Berlin. — Henkel F. (1907). Das Buch der Nymphaeaceen oder Seerosengewächse. Darmstadt.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 25 VII 1979.

УДК 581.143 : 581.43 : 631.542

В. Т. Ярмишко

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РОСТА КОРНЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

V. I. YARMYSHKO. SOME PECULIARITIES OF THE SEASONAL ROOT GROWTH IN WOODY PLANTS

Обсуждаются результаты исследований динамики сезонного роста в длину ростовых корней ели обыкновенной и лиственных пород (береза, ольха, осина) при совместном их произрастании в зависимости от почвенно-экологических условий в Ленинградской обл. Установлено наличие связи между ростом корней и надземных органов указанных растений.

В последние годы появляется все больше работ, посвященных углубленному изучению взаимодействия древесных растений в зоне корневых систем. Работы подобного рода ценны прежде всего тем, что они, с одной стороны, позволяют полнее раскрыть механизм внутренних связей в фитоценозах, экспериментально изучить роль внутривидовых и межвидовых взаимоотношений, а с другой, — дают возможность целенаправленно воздействовать на лесовозобновительный процесс.

Исследования корневых систем древесных растений сопряжены с большими трудностями в связи с тем, что жизнедеятельность корней протекает в подземной сфере, недоступной для непосредственного наблюдения за ними. Изоляция корней от почвы или другие методы фенологических наблюдений за корневыми системами растений часто приводят не только к нарушению нормальной физиологической деятельности, но и к отмиранию отдельных корней. Все это и является, очевидно, основной причиной отсутствия исчерпывающих сведений о росте и жизнедеятельности корней древесных растений.

Наши исследования имели своей целью проследить за сезонным ходом роста физиологически активных ростовых корней ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. и лиственных пород — береза (*Betula pendula* Roth), ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench), осина (*Populus tremula* L.) при их совместном произрастании в зависимости от почвенно-экологических условий и установить наличие связи между ростом корней и центральных побегов указанных древесных растений. Работы проводились в 1975—1976 гг. на экспериментальном участке лесных культур ели обыкновенной в кв. 12 Лисинского учебно-опытного лесхоза Ленинградской обл. Участок представляет собой лиственный древостой, реконструированный коридорным способом в 1971 г. До реконструкции древостой имел следующую характеристику: состав — 7ОсЗБ+ива, средний диаметр — 5.1 см, средняя высота — 9.4 м, возраст — 25 лет, запас на 1 га — 188 м^3, полнота — 0.8, почва — модергумусная, в понижениях модермуллевая, сильноподзолистая свежая на ленточной глине, тип леса — осинник кисличноразнотравный. Летом 1970 г. вручную были прорублены коридоры шириной 3, 6 и 9 м и между коридорами оставлены кулисы шириной, равной ширине коридоров. В том же году была проведена подготовка почвы в коридорах путем напашки пластов плужных борозд механизированным способом. Одним из сравнительных вариантов служили культуры ели, созданные под пологом лиственного древостоя без подготовки почвы. Весной следующего года в пласты и под пологом древостоя высадили под меч Колесова пятилетние саженцы ели.

Наблюдения за ростом в длину корней ели проводились на пластах в коридорах разной ширины и под пологом лиственного древостоя. В последнем варианте (под пологом) изучался ход роста корней лиственных пород (береза, ольха, осина). Наблюдения за ростом корней древесных пород заключались в следующем. Ранней весной, по мере оттаивания почвы, аккуратно снимали ее верхний слой до обнажения корней деревьев,

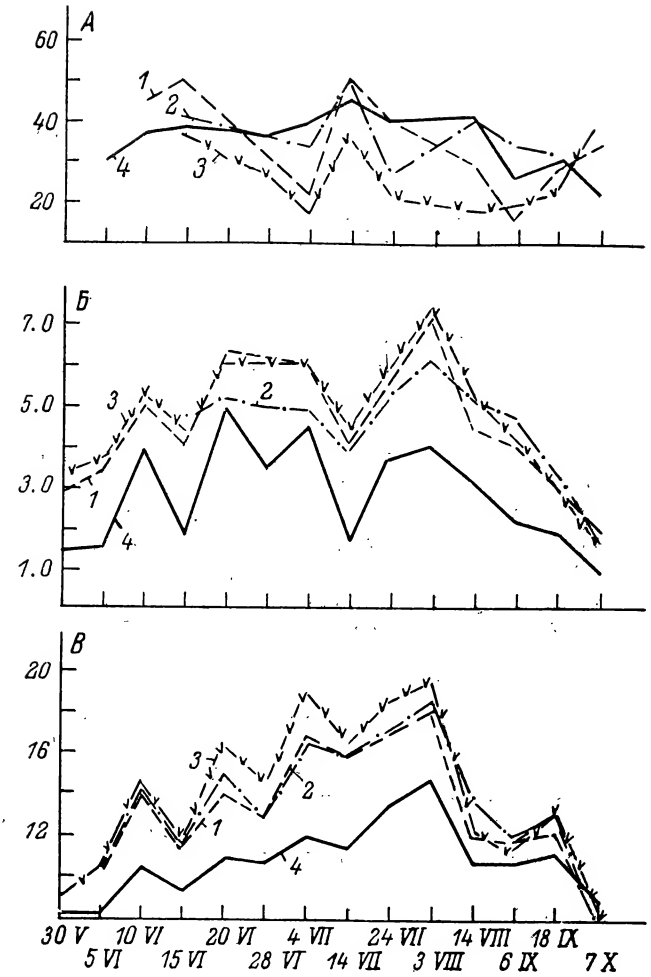


Рис. 1. Сезонный ход роста корней ели обыкновенной в зависимости от температуры и влажности почвы.

А — влажность почвы на глубине 0—10 см, %; *Б* — ход роста корней, мм; *В* — температура почвы на глубине 5 см, °С. Варианты опытов: *1* — коридоры шириной 3 м, *2* — 6 м, *3* — 9 м, *4* — под пологом лиственного древостоя.
Здесь и на рис. 2, 3 *по оси абсцисс* — даты опытов (1975 г.).

которые затем соответствующим образом маркировали. Около ростовых окончаний корней устанавливали метки — тонкие деревянные палочки, окрашенные в белый цвет, от которых периодически (через 5—10 дней) проводили измерения прироста. При каждом измерении корни осторожно обнажали, а по окончании наблюдений вновь засыпали тонким слоем почвы и подстилки. Одновременно с измерением приростов корней фиксировали прирост центральных побегов в высоту, а также отмечали температуру почвы на глубине расположения корней, температуру и влажность приземного слоя воздуха, уровень грунтовых вод, производили отбор проб почвы для определения влажности. В течение вегетационного периода 1975 г. под постоянным наблюдением находилось 137 корневых окончаний.

Результаты исследований представлены на рис. 1—3. Установлено, что начало весеннего роста корней древесных пород в верхних горизонтах почвы (0—10 см) совпадает с прогреванием почвы до среднесуточной температуры 5° С. Рост корней во всех вариантах не отличался высокой интенсивностью в начале вегетации. Так, например, среднесуточный прирост корней ели в мае составлял 1.6—2.0 мм на пластах и 0.8—1.0 мм под пологом лиственного древостоя, а у березы, ольхи и осины он достигал 0.7—1.1 мм. В начале июня температура верхних горизонтов почвы по-

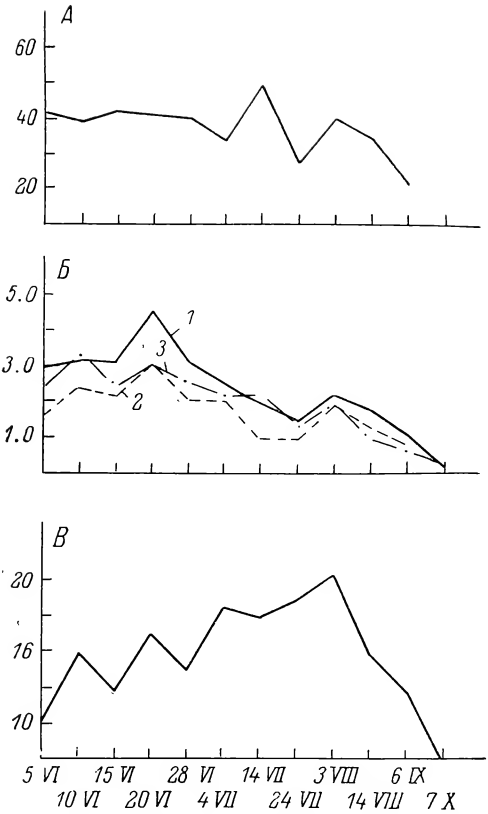


Рис. 2. Сезонный ход роста корней лиственных пород в зависимости от температуры и влажности почвы.

А — влажность почвы на глубине 0—10 см; *Б* — ход роста корней (*1* — ольха, *2* — осина, *3* — береза); *В* — температура почвы на глубине 5 см.

высилась до 14° С. В это время заметно увеличился прирост корней ели (рис. 1), который к 10 VI достиг 4—5 мм в сутки. Существенное снижение его интенсивности (2—4 мм в сутки) к середине июня можно объяснить, видимо, падением температуры почвы с 14.5° 10 VI до 11.5° 15 VI. В конце июля, когда температура приземного слоя воздуха достигла 25, а почвы 18—19° С (рис. 1), прирост корней ели активизировался и в начале августа на пластах плужных борозд достиг своего максимума (7.4, 7.1, 6.0 мм в сутки в коридорах шириной соответственно 9, 3 и 6 м). Под пологом лиственного молодняка максимальный прирост корней ели (5 мм в сутки) наблюдался в начале третьей декады июня.

В период максимального роста корней ели мы проводили наблюдения за ходом их роста в длину в течение суток. Установлено, что наиболее интенсивный рост корней ели зафиксирован с 11 до 18 ч и составлял 0.33 мм/час, затем наблюдалось его снижение до 0.29—0.25 мм/час. Минимальный прирост ростовых корней (0.19—0.20 мм/час) был отмечен в ранние утренние часы (с 4 ч 30 мин до 6 ч), когда верхние горизонты почвы в течение суток были наименее прогреты.

Наиболее интенсивный рост у корней лиственных пород (береза, ольха, осина) отмечен в третьей декаде июня (рис. 2), когда температура верхних горизонтов почвы под пологом древостоя достигает 15° и более. Среднесуточный прирост отдельных ростовых корней при этом составляет: у березы 3.5, у ольхи — 4.5, у осины — 3.0 мм.

Приведенные данные позволяют отметить, что интенсивность роста корней ели на пластах, как правило, изолированных бороздами от кулис лиственных, значительно выше, чем у ели под пологом (без изоляции).

Заметное снижение интенсивности роста корней наблюдается в середине августа и сопровождается ухудшением термического режима почвы на участке. Прекращение роста корней ели и лиственных пород в условиях Ленинградской обл. в 1975 г. было зафиксировано в конце ноября, когда температура почвы исследуемых горизонтов опустилась до отметки 5—6°. Некоторые авторы (Вещикова, 1964; Бобкова, 1974) также отмечают, что корни ели прекращают рост при температуре почвы 4—6° С. То же самое явление в условиях южной тайги при температуре почвы 9° С наблюдала М. А. Абражко (1973).

Одновременные наблюдения за ростом корней и надземных органов ели показали, что заметный рост центральных побегов наступает на 3—4 дня позже (у поздно распускающейся формы — на 7—8 дней), чем рост корней. У лиственных пород (береза, ольха, осина) побеги также трогаются в рост на несколько дней позже, чем корни. На рис. 3 представлены

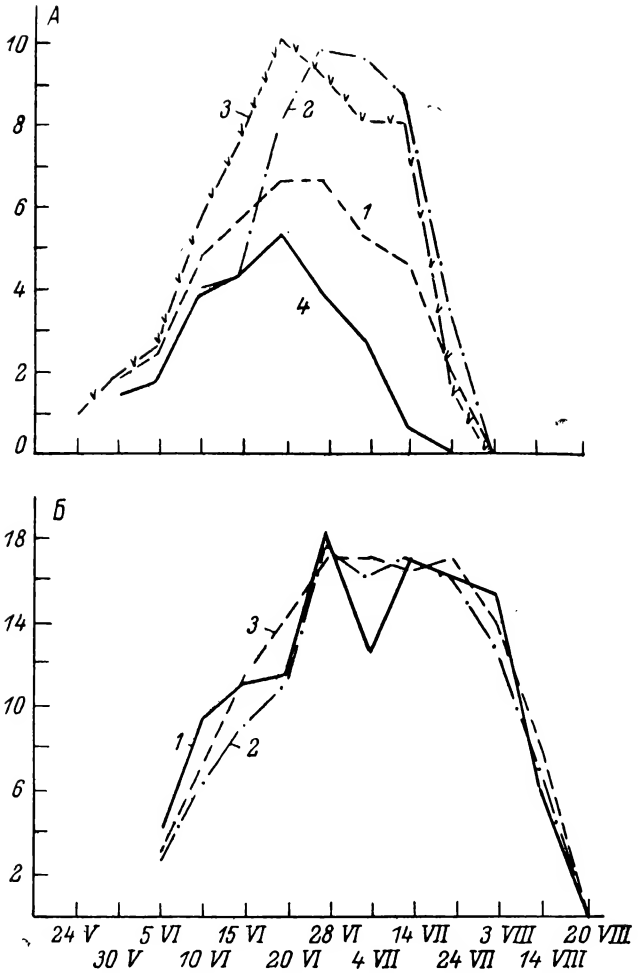


Рис. 3. Сезонный ход роста центральных побегов (мм).

А — ели обыкновенной: *1* — в коридорах шириной 3 м, *2* — 6 м, *3* — 9 м, *4* — под пологом лиственного древостоя. *Б* — лиственных пород (*1* — ольха, *2* — осина, *3* — береза).

данные сезонного хода роста центральных побегов ели и лиственных пород. Полученные результаты (рис. 1—3) свидетельствуют о том, что по мере увеличения прироста корней в начале вегетации наблюдается усиление роста надземных органов. В конце июня среднесуточная интенсивность прироста центральных побегов у ели, например, достигает максимального значения и совпадает с интенсивным ростом корней в длину. В дальнейшем наблюдается падение интенсивности роста побегов и корней. В конце июля побеги почти полностью прекращают свой рост, а у корней в это время была отмечена вторичная активизация ростовых процессов. У лиственных пород в начале вегетации также наблюдается одновременное увеличение прироста центральных побегов и корней. Правда, у них максимум среднесуточного прироста побегов и корней (рис. 2, 3) несколько не совпадает (коэффициент корреляции колеблется в пределах 0.32—0.62).

Анализ полученных данных показывает, что интенсивность роста корней ели обыкновенной находится в прямой зависимости от термического режима почвы (коэффициент корреляции составляет 0.68—0.83). Связь между ростом корней и влажностью почвы (на достаточно увлажненных почвах Ленинградской обл.) в период наших наблюдений практически не прослеживалась (коэффициент корреляции очень низкий — 0.1—0.08). Однако в условиях недостаточного увлажнения именно влажность почвы является основным фактором, влияющим на рост корней (Cannon, 1911;

Weaver, 1920; Рахтеенко, 1952, 1963; Саляев, 1961; Згуровская, 1962; Орлов, 1967). Что же касается зависимости интенсивности роста корней лиственных пород от сезонных изменений температуры и влажности почвы (рис. 2), то в годы с оптимальным сочетанием этих факторов (1975 г.) она прослеживается слабо. Можно говорить лишь о тенденции к увеличению прироста корней в периоды повышения температуры почвы (коэффициент корреляции не выше 0.38—0.45).

Работами K. Kramer (1918), И. И. Колосова (1956), И. К. Рахтеенко (1957) установлено, что в периоды максимального роста корней происходит наиболее интенсивное поглощение растением воды и элементов минерального питания из почвы. У исследуемых нами древесных пород (ель, береза, ольха, осина) периоды максимального роста корней совпадают (рис. 1, 2), следовательно, можно полагать, что при совместном произрастании у них будут складываться в эти периоды довольно напряженные конкурентные взаимоотношения в зоне корневых систем.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. В условиях достаточного увлажнения в Ленинградской обл. термический режим почвы является главным фактором, оказывающим влияние на рост и развитие корневых систем древесных пород.

2. Устранение или частичное ослабление корневой конкуренции между вводимой хвойной и лиственными породами при реконструкции малоценных молодняков может быть достигнуто предварительной изоляцией посадочных мест плугами.

3. Наличие некоторой связи между ростом корневых систем и надземных органов у исследованных древесных растений в условиях Ленинградской обл. может иметь определенный практический интерес.

ЛИТЕРАТУРА

А б р а ж к о М. А. (1973). О почвенно-грунтовых факторах, определяющих рост и физиологические функции сосущих и ростовых корней ели. В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л. Наука. — Б о б к о в а К. С. (1974). Рост и формирование корней сосны и ели в условиях северной подзоны тайги. Автореф. канд. дис. Сыктывкар. — В е щ и к о в а Т. В. (1964). Сезонный рост и формирование корневой системы ели обыкновенной в таежной зоне европейской части СССР. Бюл. МОИП, отд. биол., 69, 1. — З г у р о в с к а я Л. Н. (1962). Анатомо-физиологические особенности активной части корневых систем ели (*Picea excelsa* L.) и березы (*Betula pubescens* L.) в зависимости от почвенных условий и возраста корней. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР. — К о л о с о в И. И. (1956). Корневое питание растений. Физиол. раст., 3, 2. — О р л о в А. Я. (1967). Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы. Лесоведение, 1. — Р а х т е е н к о И. Н. (1952). Корневые системы древесных и кустарниковых пород. М.; Л. — Р а х т е е н к о И. Н. (1963). Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск. Изд. АН БССР. — Р а х т е е н к о И. Н. (1957). Экспериментальное изучение межвидовых взаимоотношений пород древесных растений. Вест. АН БССР, 4. — С а л я е в Р. К. (1961). О влиянии корней взрослых деревьев сосны на молодые сеянцы при близком произрастании. ДАН АН СССР, 3. — C a n n o n W. A. (1911). The root habits of desert plants. Carnegie. Inst. of Wash., Publ., 131. — K r a m e r K. (1918). Untersuchungen über das Wurzelwachstrum des Weinstocks. Land. Jahrb., 51. — W e a w e r J. E. (1920). Root development in the grassland formation. A correlation of root system of native vegetation and crop plants. Carnegie. Inst. of Wash., Publ., 292.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1979.

УДК 582.547.1 : (477.75)

В. М. Косых, В. Н. Голубев

ARUM ORIENTALE (ARACEAE) В КРЫМУ

V. M. KOSYKH, V. N. GOLUBEV. *ARUM ORIENTALE* IN THE CRIMEA

Подтверждается нахождение в Крыму *Arum orientale*, приводятся новые местонахождения, описывается строение подземных органов.

Arum orientale Bieb. — сомнительный для Крыма вид — приводился Е. В. Вульфом (1929) без точного местонахождения для буковых лесов Крымского заповедно-охотничьего хозяйства. Согласно Л. А. Приваловой (Привалова, Прокудин, 1959, с. 41), «некоторые литературные указания вида в Крыму, не снабженные морфологическим описанием, возможно, соответствуют виду *A. orientale* в широком смысле, с включением *A. elongatum*, и должны бы быть отнесены к последнему». В «Определителе высших растений Крыма» (1972) *A. orientale* оставлен под сомнением.

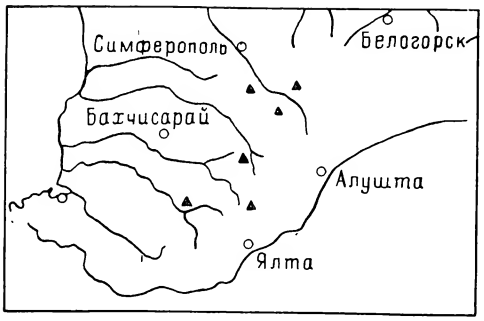
О том, что *A. orientale* s. str. собирался в Крыму и отличался от *A. elongatum* Stev., свидетельствуют работы Н. М. Зеленецкого (1906) и Г. И. Поплавской (1931). Зеленецкий приводит латинские диагнозы *A. orientale* a. *typicum* Engl. и *A. elongatum*, включая последний в состав первого в ранге подвида. При этом он указывает для *A. orientale* три местонахождения: яйла, 17 VII 1896; Ялта, яйла (в период плодоношения), сев. скл., V 1885; Симферополь (в период цветения). Вероятно, эти три гербарных листа упоминает Е. В. Вульф (1929, с. 48) в примечании к *A. elongatum*. Поплавская (1931) также отмечает, что *A. orientale* встречается часто в буковых и дубовых лесах, особенно в ассоциациях с богатой травянистой растительностью, тогда как в других местах Крыма этот вид очень редок, а наиболее обычен *A. elongatum*. Она приводит три местонахождения вида в Крымском заповедно-охотничьем хозяйстве: буковый лес по ялтинской дороге, 5 VI 1925 (363 цв.); буковый лес в Султанской даче, 10 VI 1927 (27 цв.); дно балки, 1 VI 1924 (235 цв.).

На протяжении нескольких десятилетий *A. orientale* в Крыму не собирался, что дало повод поставить его существование здесь под сомнение.

При проведении популяционно-количественного изучения редких видов в Крыму нами 23 V 1978 была найдена популяция *A. orientale* в новом, не приводившемся ранее месте. Небольшая популяция в 150 экземпляров, занимающая площадь 0.5 га, была обнаружена в Алуштинском р-не в 1 км восточнее Ангарского перевала, в тенистом грабово-буковом лесу. Обитает аронник восточный на хорошо гумусированных темных горно-лесных почвах, сформированных на известняках, в сообществе с ним в большом обилии растут *Galanthus plicatus* Bieb., *Cardamine tenera* S. G. Gmel. ex C. A. Mey., *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Mercurialis annua* L., *Asperula odorata* L., *Convallaria majalis* L., *Viola alba* Bess., *Platanthera chlorantha* (Curt.) Reichenb., *Lathraea squamaria* L., *Orobus aureus* Stev.

При просмотре гербария Никитского ботанического сада и Института ботаники АН УССР в г. Киеве были обнаружены три гербарных листа из Крыма, относящихся к этому виду. Эти экземпляры собраны в следующих местонахождениях: Соколиное (Кокозы), лес, 13 V 1905, собр. Меркулов, опр. Дойч; Чатыр-Даг, буковый лес, 22 V 1967, собр. Мустяуз, опр. Шабанова (определен как *A. maculatum*); буковый лес на южном склоне от Ангарского перевала, 2 VI 1976, Ю. А. Лукс (определен как *A. albispathum*).

Все эти образцы вполне укладываются в описание, опубликованное Н. М. Зеленецким (1906) и О. И. Кузеневой (1935). Они имеют пластинку листа до 10 см дл., стреловидно-копьевидную или ширококопьевидно-сердцевидную, на черешке, вдвое или более длинном, чем пластинка. Покрывало эллиптической или яйцевидной формы, темно-коричнево-пур-



Распространение *Arum orientale* в Крыму (отмечено *треугольниками*).

пурное, к основанию зеленовато-белое, на ранних фазах развития — все зеленоватое, до 10 см дл. Придаток початка цилиндрический, темно-красно-коричневый, до 2 см дл., на короткой или равной ему ножке. Цветоносный стебель короче, равен или чуть длиннее черешка листа. Этот признак варьирует в зависимости от фазы развития растений, и в одной популяции можно встретить все три варианта. В отношении формы клубня можно сказать следующее. Вероятно, диагноз вида составлялся по гербарному образцу и для *A. orientale* приведен округло-сплюснутый клубень.

Между тем подземные побеговые органы *A. orientale* оказываются настолько своеобразными, что заслуживают специального описания. В отличие от диагноза рода *Arum* L., приведенного во «Флоре СССР» (Кузенева, 1935), где указывается на наличие у его видов (в том числе и *A. orientale*) шаровидных или яйцевидных клубней с многочисленными спирально расположенными влагалищными листьями, у рассматриваемого вида нами обнаружены настоящие корневища с симподиальным нарастанием в горизонтальной плоскости. Они весьма напоминают хорошо известные в литературе корневища *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce. Однако в отличие от купены душистой годичный прирост корневища аронника восточного функционирует в сущности всего один год, а затем отмирает (величина горизонтального прироста до 1.5—2.5, поперечник — около 0.5—1 см). Корневище покрыто многочисленными придаточными корнями, тонкими, концентрирующимися преимущественно в терминальной части годичного прироста, под отходящим кверху основанием надземного побега. Отмершие части корневища еще некоторое время сохраняются и можно наблюдать до 3—4 годичных приростов, из которых живым является только последний. Корневище способно к ветвлению. Уже на следующий год отдельные его ветви становятся самостоятельными особями — происходит вегетативное размножение.

Как только разовьются листья, тот час же начинает формироваться новый годичный побег корневища, сбоку от материнского, в его апикальной части — горизонтально, на глубине 4—5 см.

Однолетность живой части корневища роднит его со стеблевыми базальными клубнями (Голубев, 1956) остальных видов рода *Arum* (по крайней мере во флоре СССР). Но клубни у них обычно располагаются вертикально и ежегодно вновь образующийся замещает материнский. Перемещения по площади побеговых подземных органов при этом не наблюдаются.

Таким образом, перед нами редкий и весьма показательный случай, когда у *A. orientale* в условиях рыхлой, хорошо аэрируемой высоко гумусированной почвы под пологом лиственного леса из исходной для рода *Arum* базально-клубневой сформировалась корневищная структура подземных побеговых органов, более соответствующая данным условиям, выполняющая функции вегетативного размножения и передвижения по площади. Но морфогенетическая связь корневищной структуры с клубневой еще полностью не утрачена, свидетельством чему является малолетность (однолетность) годичного прироста корневища этого вида. Следует заметить, что на наличие клубневидного корневища у этого вида указывал А. В. Фомин (1909). Но каких-либо подробных сведений о корневище в этой работе не приводится.

Таким образом, *A. orientale* в Крыму существует. В настоящее время известны несколько вполне жизненных популяций (см. рисунок), которые увеличивают свой ареал в основном вегетативным путем.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. (1929). Флора Крыма, 1, 2. Л. — Голубев В. Н. (1956). К биоморфологии природных растений Подмосковья с запасающими органами побегового происхождения. Уч. зап. Моск. обл. пед. инст., 41, 1. — Зеленецкий Н. М. (1906). Материалы для флоры Крыма. Зап. Новорос. унив., 102. — Кузенева О. И. (1935). Род *Arum* L. В кн.: Флора СССР, 3. М.; Л. — Определитель высших растений Крыма. Л. (1972). — Поплавская Г. И. (1931). Список растений, собранных в Крымском государственном заповеднике. М.; Л. — Привалова Л. А., Ю. Н. Прокудин. (1959). Дополнения к Первому тому «Флора Крыма». Тр. Никитск. бот. сада, 31. — Фомин А. В. (1909). Род *Arum* L. В кн.: Фомин А. В., Ю. Н. Воронов. Определитель растений Кавказа и Крыма, 1. Тифлис.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 20 XII 1979.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (517.3)

Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Н. Манибазар

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ПОЙМАХ РЕК МНР

B. M. MIRKIN, V. S. MUCHAMETSHINA, N. MANIBASAR. FLORISTIC FINDINGS IN THE FLOOD PLAINS OF THE RIVERS IN MONGOLIA

Геоботаническое изучение речных пойм МНР позволило выявить 2 новых для МНР вида и 431 новое местонахождение уже известных в МНР видов. Охарактеризованы новые местонахождения — показана высота над уровнем моря, связь с синтаксонами растительности и вертикальной поясностью.

Речные поймы Монголии относятся к числу объектов, которые изучены в ботаническом отношении значительно хуже, чем степи или пустыни. В трудах А. А. Юнатова имеются лишь общие замечания о характере растительности речных долин. Слабая геоботаническая изученность объясняет и недостаточную флористическую обследованность пойм. В период 1970—1975 гг. ботанико-кормовым отрядом Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР довольно полно была обследована растительность речных пойм (схема районов обследования опубликована: Кашапов и др., 1977), причем попутно собирался гербарий, определение которого выполнено в основном специалистами из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР: В. И. Грубовым, Н. Н. Цвелевым, Т. В. Егоровой, Т. Г. Леоновой, С. Ю. Липшицем, Р. В. Камелиным и В. М. Виноградовой, а также А. К. Скворцовым (ивы)и Д. Улзийхутагом (роды *Oxytropis* и *Astragalus*). Всем им авторы выражают благодарность, в особенности В. И. Грубову, который руководил определением растений и высказал ряд ценных замечаний при подготовке данной статьи.

Собранный и определенный гербарий дал возможность внести некоторые коррективы в распределение по территории МНР многих видов, которые по речным долинам выходили за пределы районов, указанных В. И. Грубовым (1955, 1972). Мы использовали также и все геоботанические описания (около 4 тыс.), которые помогли установить границы распределения видов вдоль продольных профилей речных долин. Данные о распределении в поймах МНР представителей рода *Salix* были опубликованы ранее (Кашапов и др., 1977).

Все наши флористические находки разделены на две группы: новые виды для МНР и новые виды для ботанико-географических районов, выделенных Грубовым (т. е. новые местонахождения). Число видов, новых для МНР, — 2, число новых местонахождений — 431.

Новые для Монголии виды

1. *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. Восточная Монголия, пойма р. Халхин-Гол у оз. Буйр-нур, кл. асс. Beckmannia syzigachne, камышово-тростниковые заросли на высоте 600 м над ур. м., 18 VIII 1972.

2. *Carex williamsii* Britt. Хэнтэй, Центральный аймак, р. Илюр-Гол у устья, кл. асс. Beckmannia syzigachne, заболоченный луг на высоте 1570 м над ур. м., 21 VII 1972.

Виды, встреченные в ботанико-географических районах, не указанных В. И. Грубовым (1955, 1972)

	Вид	Ботанико-географический район	Речная долина	Высотный пояс	Интервал абсолютной высоты над ур. м., м	Связь с классами раститель-ности
	1	2	3	4	5	6
1	*Equisetum arvense* L.	Кобд.	Кбд.	вг—п	2500—1150	IV, X
2	*E. fluviatile* L.	Ханг.	Эг.	лс	1600—1200	IV, V
3	*E. palustre* L.	»	Сл.	»	900—600	V, IX
4	*E. sylvaticum* L.	Ср. Халх	Кр.	»	1350	V
		Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
5	*Picea obovata* Ledeb.	Ханг.	Тэс	»	1600—1200	V
6	*Larix sibirica* Ledeb.	Монг. Даур.	Он.	»	1150—800	V
		Ср. Халх.	Кр.	»	1400	V
7	*Typha laxmannii* Lepech.	Кобд.	Кбд.	сс	1400—1300	XIII
8	*Sparganium glomeratum* Laest.	Монг. Даур.	Он.	лс	700	XIII
9	*Triglochin maritimum* L.	Кобд.	Кбд.	пс	1400—1150	V, XIII
10	*Alisma gramineum* Lej.	Ср. Халх.	Онг.	лс	1700	VI
11	*A. plantago-aquatica* L.	Вост. Монг.	Хлх.	»	600	XIII
12	*Butomus umbellatus* L.	Ср. Халх.	Онг.	сс—пс	1700—1400	XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	600	XIII
13	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert	Хэнт.	Тл.	»	1600—1400	XIII
14	*Aristida heymannii* Regel	Ханг.	Бдр.	л—сс	2200—1000	XI
15	*Stipa krylovii* Roshev.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1300—1050	XIII, IX
16	*Alopecurus arundinaceus* Poir.	Кобд.	Кбд.	вг—пс	2500—1150	IV, VI, XIII
17	*A. brachystachyus* Bieb.	»	»	пс	1150	VI
		Ср. Халх.	Кр.	сс	1000—650	XIII
18	*A. pratensis* L.	Ханг.	Мр.	лс	1900—1300	IV
		»	Ид.	л	2200—1700	V
		»	У.-Т.	»	2050—1950	IV
		»	Тэс	лс	1400	IV
		Кобд.	Кбд.	пс	1300—1150	IX
		Ср. Халх.	Кр.	»	1350—650	V
		Котл. оз.	Дзбх.	сс	1500	VI
19	*Agrostis mongholica* Roshev.	Кобд.	Кбд.	сс, пс	1600—1150	VI, X, XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	XIII
20	*A. stolonifera* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1100	XIII
21	*A. trinii* Turcz.	» »	»	»	1350—1150	V
		» »	Онг.	»	1700—1600	VI
		Котл. оз.	Дзбх.	»	1400	XI
22	*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.	Прихубс.	Эг.	лс	1600	IV
23	*Trisetum sibiricum* Rupr.	Котл. оз.	Дзбх.	сс	1500	VI
24	*Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern.	Кобд.	Кбд.	»	1400—1300	XIII
25	*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng	» »	»	»	1400—1300	XII
		Монг. Даур.	Тл.	»	1000	VI
26	*Eragrostis minor* Host	Кобд.	Кбд.	»	1600—1300	IX, XI
27	*Poa nemoralis* L.	Ср. Халх.	Кр.	»	1400	V
		Монг. Даур.	Он.	лс	1150—800	V
28	*P. palustris* L.	Монг. Даур.	Орх.	лс	700—600	V
29	*P. pratensis* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1400—1150	V
		Кобд.	Кбд.	сс—пс	1600—1150	VI, X
		Котл. оз.	Дзбх.	сс	1500—1400	VI
		Прихинг.	Хлх.	лс	900	V
30	*P. sibirica* Roshev.	Котл. оз.	Дзбх.	сс	1400	VI
31	*P. subfastigiata* Trin.	Ср. Халх.	Кр.	»	1350—1150	VI
		» »	Онг.	»	1700—1500	VI
		Кобд.	Кбд.	сс, пс	1400—1300	XIII
32	*P. tibetica* Munro ex Stapf	Ср. Халх.	Онг.	сс—п	1700—1100	VI
33	*Glyceria triflora* (Korsh.) Kom.	» »	Кр.	сс	1200—1050	XIII
		Кобд.	Кбд.	сс—пс	1400—1300	XIII
34	*Puccinellia hauptiana* V. Krecz.	Ср. Халх.	Онг.	пс, п	1500—1200	XI

	Вид	Ботанико-географический район	Речная долина	Высотный пояс	Интервал абсолютной высоты над ур. м., м	Связь с классами растительности
	1	2	3	4	5	6
35	*Festuca altaica* Trin.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2200	IV
36	*F. pseudosulcata* Drob.	» »	»	»	2500—2300	II
37	*F. rubra* L.	Ср. Халх.	Онг.	сс	1700—1600	VI
		» »	Кр.	»	1350—1250	V
38	*F. venusta* St.-Yves	Прихубс.	Эг.	лс	1600	IV
39	*Bromus inermis* Leyss.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1400—1150	V
40	*B. korotkyi* Drob.	Ханг.	Ид.	л—лс	2300—1700	IV
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	800—600	V
41	*Agropyron repens* (L.) Beauv.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1250—1150	VI
		» »	Онг.	сс, п	1700—1100	VI
42	*Elymus chinensis* (Trin.) Keng	Кобд.	Кбд.	сс, пс	1600—1150	IX, XI
43	*E. dahuricus* Turcz. ex Griseb.	»	»	сс	1600—1500	IX, X
		Ср. Халх.	Онг.	сс, пс	1700—1400	VI IX
		» »	Кр.	сс	1850—1150	V
		Котл. оз.	Дзбх.	»	1400	VI
44	*E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel.	Ханг.	Ид.	л	1700	IV
45	*E. komarovii* (Nevski) Tzvel.	»	»	вг	2400	II
46	*E. racemosus* Lam.	Кобд.	Кбд.	пс	1150	VI
47	*E. sibiricus* L.	»	»	сс	1600—1300	X. XIII
		Ср. Халх.	Онг.	»	1700—1600	VI
48	*E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvel.	Ханг.	Дзбх.	вг-лс	2600—1850	IV
		»	Тэс	сс—пс	1200—850	V
		»	Мр.	л	1900—1700	IV
		Кобд.	Кбд.	сс	1400	VI
49	*Eriophorum polystachyon* L.	Хэнт.	Кр.	л	1450	XIII
		Ханг.	У.-Т.	л—лс	1800—1600	V
		»	Орх.	лс	1350	V
		»	Сл.	»	800	V
		Прихубс.	Эг.	»	1600	IV
		Монг. Даур.	Орх.	»	700—600	V
50	*Baeothryon pumilum* (Vahl) A. et D. Löve	Ср. Халх.	Онг.	сс	1700—1500	VI
51	*Scirpus hippolyti* V. Krecz.	Кобд.	Кбд.	сс, пс	1400—1150	XIII
		Хэнт.	Тл.	л	1600	V
52	*S. radicans* Schkuhr	Ханг.	Сл.	лс	700	V
		Вост. Монг.	Хлх.	»	600	XIII
53	*Bolboschoenus planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor.	Монг. Даур.	Сл.	»	700	XIII
		» »	Орх.	»	700—600	V
		» »	Тл.	сс	1000	XIII
54	*Blysmus sinocompressus* Tang et Wang	Ср. Халх.	Тл.	»	1300—950	V
55	*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult.	Ханг.	Дзбх.	л	1950—1500	VI
		»	Бдр.	лс, сс	2450—1950	IV
		Кобд.	Кбд.	вг, сс	2500—1300	IV, X, XI
		Котл. оз.	Дзбх.	сс	1400	VI
56	*E. intersita* Zinserl.	Кобд.	Кбд.	сс, пс	1400—1150	VI, XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	600	XIII
57	*E. meridionalis* Zinserl.	Ханг.	Онг.	л, лс	2100—1600	VI
58	*E. uniglumis* (Link) Schult.	»	У.-Т.	лс	1600—1500	XIII
59	*Kobresia filifolia* (Turcz.) Clarke	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1250	V
60	*K. humilis* (C. A. Mey. ex Trautv.) Serg.	Ханг.	Дзбх.	л	2350	IV
61	*K. myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol.	Котл. оз.	Дзбх.	сс	1400	VI
62	*K. smirnovii* Ivanova	Ханг.	Дзбх.	вг, л	2600—2150	IV
63	*Carex appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kük.	Ср. Халх.	Кр.	л	1350	XIII
64	*C. atherodes* Spreng.	»	»	сс	1250—1150	XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	600	XIII
65	*C. atrofusca* Schkuhr	Ханг.	Онг.	л, лс	2200—1900	IV
		»	У.-Т.	» »	2050—1700	V
66	*C. coriophora* Fisch. et Mey. ex Kunth	»	Онг.	л	2300—2200	IV
		»	У.-Т.	л, лс	2050—1700	IV

	Вид	Ботанико-географический район	Речная долина	Высотный пояс	Интервал абсолютной высоты над ур. м., м	Связь с классами растительности
	1	2	3	4	5	6
		Ср. Халх.	Кр.	сс	1400—1050	V, XIII
67	*C. curaica* Kunth	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2300	II, IV
68	*C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth	Ханг.	Мр.	вг, л	2300—1900	II, IV
		»	Онг.	л	2300—2200	IV
		»	У.-Т.	лс	1800—1600	V
69	*C. enervis* C. A. Mey.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1250—650	VI, XIII
		» »	Онг.	сс, п	1700—1100	VI
70	*C. fuscovaginata* Kük.	Ханг.	Эг.	лс	1100	V
		»	Сл.	»	1100	V
71	*C. karoi* (Freyn) Freyn	Кобд.	Кбд.	вг, сс	2500—1300	IV, X
		Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1250	V
72	*C. lithophila* Turcz.	Ханг.	У.-Т.	лс	1800—1300	V, XIII
		»	Сл.	»	900—600	V
73	*C. melanantha* C. A. Mey.	»	У.-Т.	л, сс	1800—1700	V
74	*C. melananthiformis* Litv.	»	»	л, лс	1900—1700	V
		»	Мр.	вг	2300—2200	II
75	*C. microglochin* Wahlenb.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350	V
76	*C. orbicularis* Boott	» »	Онг.	»	1700—1500	VI
		Монг. Даур.	Орх.	»	700—600	VI
		Ханг.	Эг.	лс	1400	V
77	*C. rostrata* Stokes	Ср. Халх.	Кр.	сс	1100	XIII
78	*C. sabynensis* Less. ex Kunth	Ханг.	Мр.	вг	2300—2000	II, IV
79	*C. stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350	V
80	*C. vesicata* Meinsh.	Ханг.	У.-Т.	лс—сс	1600—1300	XIII
		»	Эг.	лс	900	V
		»	Тэс	»	1400—1200	V
		Монг. Даур.	Орх.	»	700—600	V
		» »	Он.	»	1050—950	XIII
		» »	Сл.	»	700	V
		» »	Тл.	сс	1100—1000	V
		Кобд.	Кбд.	сс—пс	1400—1150	VI, XIII
		Ср. Халх.	Кр.	сс	1250—700	VI, XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
81	*Lemna minor* L.	Ханг.	У.-Т.	сс	1400—1300	XIII
82	*Luzula pallescens* Sw.	»	»	л—лс	2200—1700	IV
83	*Juncus alpinus* Vill.	Прихубс.	Эг.	л	1600	IV
84	*J. compressus* Jacq.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1150—1100	VI
85	*J. leucochlamys* Zing. ex V. Krecz.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2200	IV
86	*J. turczaninowii* (Buchenau) Freyn	Ханг.	Ид.	л	2200	IV
		Монг. Даур.	Орх.	лс	1350	V
87	*J. salsuginosus* Turcz. ex E. Mey.	Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
88	*J. soranthus* Schrenk	Ханг.	Тэс	пс	850	V
89	*J. triglumis* L.	Прихубс.	Эг.	л	1600	IV
		Монг. Даур.	Тл.	сс	1200	VI
		Кобд.	Кбд.	вг	2500—2200	IV
90	*Allium mongolicum* Regel	»	»	сс	1400—1300	XI
91	*A. odorum* L	»	»	пс	1150	VI
92	*A. polyrhizum* Turcz. ex Regel	Монг. Даур.	Тл.	сс	1100—1050	IX
93	*A. prostratum* Trev.	Котл. оз.	Дзбх.	»	1500—1400	VI, XI
94	*A. schoenoprasum* L.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2200	IV
95	*A. senescens* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1000—650	XIII
96	*Asparagus davuricus* Fisch. ex Link	Ханг.	Сл.	лс	1200	IX
97	*A. gobicus* Ivanova ex Grub.	Ср. Халх.	Онг.	п	1300—1100	XI
98	*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce	Ханг.	Сл.	лс	1100—600	V, IX
		»	Эг.	»	900	V
99	*Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng.	»	Тэс	пс	850	V
		»	Орх.	сс	1350	V
		Кобд.	Кбд.	»	1400—1150	VI
100	*Populus suaveolens* Fisch.	Ханг.	Сл.	лс	1100—700	V
		»	Мр.	»	1200	V
		»	Эг.	»	1200	V

	Вид	Ботанико-географический район	Речная долина	Высотный пояс	Интервал абсолютной высоты над ур. м., м	Связь с классами растительности
	1	2	3	4	5	6
101	*Betula fruticosa* Pall.	Ханг.	Мр.	вг	2300—1900	II, IV
		»	Ид.	л	2200—2100	IV
102	*B. fusca* Pall. ex Georgi	Монг. Даур.	Он.	лс	1150—700	V
103	*B. rotundifolia* Spach	Ханг.	Ид.	вг, л	2300—2000	II, IV
104	*Rumex aquaticus* L.	Монг. Даур.	Он.	лс	1050—950	V, XIII
		Ср. Халх.	Кр.	сс	1000—700	XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
105	*R. marschallianus* Reichenb.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1100	VI
106	*Polygonum amphibium* L.	Кобд.	Кбд.	»	1400—1300	XIII
107	*P. aviculare* L.	»	»	»	1600—1300	IX, XIII
108	*P. bistorta* L.	»	»	»	1400—1300	XIII
109	*P. divaricatum* L.	Ханг.	Сл.	лс	1100	IX
		»	Бдр.	л—сс	2200—1500	XI
		»	Онг.	л, лс	2300—2200	II
110	*P. hydropiper* L.	»	Мр.	лс	1200	V
		»	Сл.	»	1100	IX
		Хэнт.	Тл.	»	1600—1400	V
		Кобд.	Кбд.	сс	1400—1300	VI XIII
		Ср. Халх.	Кр.	»	1350—650	V, XIII
		» »	Онг.	»	1700—1500	VI
111	*P. lapathifolium* L.	Кобд.	Кбд.	сс—пс	1400—1150	VI
		Ср. Халх.	Кр.	лс	1350—1050	V, IX
112	*Corispermum chinganicum* Iljin	Кобд.	Кбд.	сс	1600	X
113	*C. mongolicum* Iljin	Ханг.	Мр.	лс	1400	X
114	*Suaeda corniculata* (C. A. Mey.) Bunge	Кобд.	Кбд.	сс—пс	1400—1150	VI, XI
115	*Amaranthus retroflexus* L.	Ср. Халх.	Онг.	пс	1400	IX
116	*Stellaria media* (L.) Vill.	Монг. Даур.	Орх.	лс	700—600	V
117	*Minuartia regeliana* (Trautv.) Mattf.	Кобд.	Кбд.	сс	1300	XIII
		Ср. Халх.	Онг.	лс	1750	XIII
118	*M. stricta* (Sw.) Hiern	Ханг	Дзбх.	вг	2600	IV
		Хэнт.	Кр.	»	1600	V
119	*Arenaria juncea* Bieb.	Монг. Даур.	Он.	лс	820	VIII
120	*Moehringia umbrosa* (Bunge) Fenzl	Хэнт.	»	л	1500	I
121	*Gypsophila davurica* Turcz. ex Fenzl	Ханг.	Сл.	лс	1100	IX
122	*G. desertorum* (Bunge) Fenzl	Кобд.	Кбд.	сс	1400—1300	XI
123	*Dianthus superbus* L.	Ханг.	Мр.	вг—л	2300—2000	II, IV
124	*D. versicolor* Fisch. ex Link	Кобд.	Кбд.	пс	1150	VI
125	*Delphinium grandiflorum* L.	Ханг.	Сл.	лс	1100—600	IX
126	*Aconitum kusnezoffii* Reichenb.	Монг. Даур.	Он.	»	1150	V
127	*Anemone dichotoma* L.	Ханг.	Сл.	»	900—600	V
		Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
128	*Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz.	Ханг.	У.-Т.	л	2050—1950	IV
129	*Clematis intricata* Bunge	»	Тэс	пс	850	V
130	*Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene	Ср. Халх.	Кр.	сс	1250—1050	VI, XIII
		» »	Онг.	пс—п	1600—1100	VI
131	*Batrachium aquatile* (L.) Dumort.	» »	»	пс	1400	XIII
		» »	Кр.	сс	675	XIII
		Ханг.	У.-Т.	лс	1600	XIII
132	*Ranunculus natans* C. A. Mey.	Ср. Халх.	Онг.	сс—пс	1700—1400	XIII
		Кобд.	Кбд.	сс	1400—1300	XIII
133	*R. pulchellus* C. A. Mey.	Ср. Халх.	Онг.	»	1700—1500	VI
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	600	XIII
134	*R. repens* L.	Кобд.	Кбд.	сс—пс	1400—1150	VI, XIII
		Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—650	XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	600	XIII
135	*R. sceleratus* L.	Ханг.	У.-Т.	л—лс	2200—1300	IV, XIII
		»	Ид.	лс	1600—1500	XIII
		Ср. Халх.	Онг.	сс—пс	1700—1400	XIII
136	*Thalictrum alpinum* L.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2300	II

	Вид	Ботанико-географический район	Речная долина	Высотный пояс	Интервал абсолютной высоты над ур. м., м	Связь с классами растительности
	1	2	3	4	5	6
137	*Th. minus* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1150	V
138	*Th. simplex* L.	Кобд.	Кбд.	сс—пс	1600—1150	VI, X, XIII
		Котл. оз.	Дзбх.	сс	1500—1400	VI
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
139	*Arabis hirsuta* (L.) Scop.	Ханг.	Бдр.	л—лс	1600	V
140	*Dontostemon crassifolius* Bunge	»	Мр.	л	2200—1500	XI
141	*Alyssum biovulatum* N. Busch	Котл. оз.	Дзбх.	сс	1400	VI
142	*Lepidium apetalum* Willd.	Ханг.	Ид.	лс	1600—1400	IX
143	*L. cordatum* Willd. ex DC.	Монг. Даур.	Тл.	сс	1200—1050	XI
144	*Sedum aizoon* L.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2200	II, IV
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
145	*S. hybridum* L.	Ханг.	Онг.	л	2300—2200	IV
146	*Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch.	Ср. Халх.	Кр.	лс	1350—1250	VIII
147	*Parnassia laxmannii* Pall. ex Schult.	Котл. оз.	Дзбх.	сс	1500	VI
148	*P. palustris* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—650	V, XIII
149	*Potentilla bifurca* L.	Кобд.	Кбд.	»	1600—1300	IX
150	*P. chinensis* Ser.	Монг. Даур.	Он.	лс	800	VIII
		Хэнт.	Кр.	»	1450	V
151	*P. dealbata* Bunge	Монг. Даур.	Орх.	»	800—600	V
152	*P. fragarioides* L.	Ханг.	Мр.	вг	2300—2200	II
		»	У.-Т.	л—лс	2000—1600	IV
		»	Ид.	вг—л	2500—2200	II, IV
		»	Дзбх.	л—лс	2450—1850	IV
153	*P. gelida* C. A. Mey.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2200	IV
154	*P. norvegica* L.	Ханг.	Ид.	вг—л	2500—2200	II, IV
		Хэнт.	Тл.	лс	1600—1400	VI
155	*P. soongarica* Bunge	Монг. Даур.	Он.	»	1150—800	XIII
156	*P. verticillaris* Steph.	Ханг.	У.-Т.	»	1600—1400	VI
157	*Geum aleppicum* Jacq.	Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
158	*Filipendula palmata* (Pall.) Maxim.	Ханг.	Сл.	»	900—600	IX
		Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
159	*Agrimonia pilosa* Ledeb.	Ханг.	Эг.	»	1400—900	V
		»	Сл.	»	1100—600	V, IX
		Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
160	*Sanguisorba alpina* Bunge	Кобд.	Кбд.	вг—л	2500—2100	II, IV
161	*Crataegus sanguinea* Pall.	Ханг.	Эг.	лс	1400	V
162	*Padus asiatica* Kom.	»	»	»	1400—900	V
		»	Сл.	»	900—600	V
163	*Medicago falcata* L.	Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
164	*Trigonella ruthenica* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1050	VIII, IX
165	*Melilotus dentatus* (Waldst. et Kit.) Pers.	» »	»	»	1350—1150	V
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
166	*M. suaveolens* Ledeb.	Кобд.	Кбд.	пс	1150	VI
167	*Trifolium eximium* Steph. ex DC.	Ср. Халх.	Онг.	сс	1700—1500	VIII, IX
168	*T. lupinaster* L.	» »	Кр.	»	1350—1150	V
169	*Caragana leucophloea* Pojark.	Кобд.	Кбд.	»	1400—1300	XI
170	*Astragalus davuricus* (Pall.) DC.	Ханг.	Сл.	лс	1100	IX
171	*A. propinquus* Schischk.	Кобд.	Кбд.	сс	1600—1300	X
		Котл. оз.	Дзбх.	»	1400	VI
172	*A. uliginosus* L.	Монг. Даур.	Орх.	лс	800	V
173	*Oxytropis aciphylla* Ledeb.	» »	Он.	»	800	VIII
174	*O. glareosa* Vass.	Ханг.	Ид.	»	1800	V
175	*O. gorbunovii* Boriss.	»	Бдр.	л—лс	2200	IV
176	*O. chionophylla* Schrenk	»	Мр.	л	1900	IX
177	*O. microphylla* (Pall.) DC.	»	»	»	1600	IX
178	*O. oxyphylla* (Pall.) DC.	»	У.-Т.	л—лс	2000—1500	V
179	*O. salina* Vass.	»	Сл.	лс	600	V
		»	Ид.	»	1250	VI
		»	Мр.	л	1600	VI

	Вид	Ботанико-географический район	Речная долина	Высотный пояс	Интервал абсолютной высоты над ур. м., м	Связь с классами растительности
	1	2	3	4	5	6
180	*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.	Ханг	Тэс	пс	850	V
181	*Hedysarum alpinum* L.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2300	II, IV
182	*Vicia amoena* Fisch.	Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
183	*V. costata* Ledeb.	Монг. Даур.	Орх.	»	700—600	V
184	*V. megalotropis* Ledeb.	» »	Он.	»	1050—800	XIII
		» »	Тл.	»	1000	V
		Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1250	V
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
185	*V. venosa* (Willd. ex Link) Maxim.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1000—600	XIII
186	*Lathyrus palustris* L.	» »	»	»	1350—650	V
		Монг. Даур.	Орх.	»	700—600	V
187	*L. pilosus* Cham.	Ср. Халх.	Кр.	»	1000—650	IX, XIII
188	*Geranium pratense* L.	Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
189	*G. sibiricum* L.	» »	»	»	900—600	V
190	*G. vlassovianum* Fisch. ex Link	Ханг.	Сл.	»	900—600	V, IX
		»	Эг.	»	1400—900	V
191	*Peganum nigellastrum* Bunge	»	Бдр.	»	2200—1500	XI
192	*Zygophyllum pterocarpum* Bunge	Кобд.	Кбд.	сс	1400—1300	XI
193	*Tribulus terrestris* L.	»	»	»	1600—1300	X, XI
194	*Nitraria sibirica* Pall.	» »	»	сс—пс	1300—1100	IX
195	*Impatiens noli-tangere* L.	Ханг.	Сл.	лс	700	V
196	*Hypericum ascyron* L.	»	»	»	900—600	V
197	*Myricaria dahurica* (Willd.) Ehrenb.	Монг. Даур.	Тл.	сс	1100—1000	V
198	*Anthriscus aemula* (Woronow) Schischk.	Хэнт.	Ил.	вг	1600	V
		»	Он.	»	1600—1500	I
199	*Pleurospermum uralense* Hoffm.	Кобд.	Кбд.	сс	1600—1300	X
200	*Bupleurum multinerve* DC.	Ханг.	Ид.	лс	1600	IX
201	*Cicuta virosa* L.	Кобд.	Кбд.	сс	1400—1300	XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
202	*Carum buriaticum* Turcz.	Кобд.	Кбд.	сс	1600—1300	X
		Ср. Халх.	Онг.	сс—п	1600—1100	VI
203	*C. carvi* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1150	V
204	*Sium suave* Walt.	Ханг.	Тэс	пс	850	V
		Кобд.	Кбд.	сс—пс	1450—1150	VI, XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
205	*Libanotis seseloides* Turcz.	Ханг.	Дзбх.	вг	2600—2150	IV
		»	У.-Т.	л	1900—1700	IV
		»	Онг.	»	2300—2200	IV
		»	Мр.	вг	2300—2200	II, IV
		»	Ид.	вг—л	2500—1700	II, IV
		Кобд.	Кбд.	вг	2500—2300	IV
206	*Schulzia crinita* (Pall.) Spreng.	Ханг.	Мр.	»	2300—2000	II
207	*Cnidium davuricum* (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et Mey.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1150	V
208	*C. salinum* Turcz.	Хэнт.	Ил.	л	1550	II
209	*Conioselinum vaginatum* Thell.	Ханг.	Онг.	»	2300—2100	IV
210	*Angelica dahurica* (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. fil. ex Franch. et Savat.	Ханг.	У.-Т.	л—лс	2000—1300	V, VI
		»	Дзбх.	вг—л	2600—2450	II
		Хэнт.	Тл.	лс	1600—1400	V
		Кобд.	Кбд.	вг	2500—2300	IV
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
211	*Heracleum sibiricum* L.	» »	»	»	900—600	V
212	*Cornus alba* L.	Ханг.	Эг.	»	1400—900	V
		Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
213	*Rhododendron parvifolium* Adams	Ханг.	Мр.	л	1900	IV
214	*Arctous alpina* (L.) Niedenzu	»	»	вг	2300—2200	II
215	*Primula longiscapa* Ledeb.	»	У.-Т.	л—лс	2050—1300	IV—VI
216	*P. nivalis* Pall.	Котл. оз.	Дзбх.	сс	1400	IV, VI

	Вид	Ботанико-географический район	Речная долина	Высотный пояс	Интервал абсолютной высоты над ур. м., м	Связь с классами растительности
	1	2	3	4	5	6
217	*Androsace turczaninowii* Freyn	Ср. Халх.	Онг.	сс—п	1600—1100	VI
218	*Lysimachia davurica* Ledeb.	Ханг.	Сл.	лс	800—600	V
		»	Тэс	»	850	V
		Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
219	*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb.	Ханг.	Сл.	»	800	V
220	*Gentiana acuta* Michx.	»	Дзбх.	л	2150	IV
221	*G. algida* Pall.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2300	IV
222	*G. barbata* Froel.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1150	V
223	*G. nutans* Bunge	Котл. оз.	Дзбх.	»	1500—1400	VI
224	*G. pulmonaria* Turcz. ex Ledeb.	Кобд.	Кбд.	вг	2500—2200	IV
225	*G. squarrosa* Ledeb.	»	»	пс	1150	VI
226	*Swertia obtusa* Ledeb.	»	»	вг—л	2500—2150	II, IV
227	*Halenia corniculata* (L.) Cornaz	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1150	V
228	*Convolvulus arvense* L.	Ханг.	Сл.	лс	900—800	IX
229	*Mertensia ochroleuca* Ik.-Gal.	»	Бдр.	л	2200	IV
230	*Scutellaria baicalensis* Georgi	»	Сл.	лс	900—600	IX
231	*S. galericulata* L.	»	»	»	700	V
		Монг. Даур.	Тл.-	сс	1000	XIII
		» »	Он.	лс	1150—800	V
232	*S. scordiifolia* Fisch. ex Schrank	Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
233	*Dracocephalum fragile* Turcz. ex Benth.	Ханг.	Мр.	л	1600	IX
234	*Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk.	»	»	»	1600	IX
235	*Leonurus mongolicus* V. Krecz. et Kuprian.	Ханг.	Сл.	лс	800—600	V
236	*Lagochilus ilicifolius* Bunge	Ханг.	Дзбх.	сс	1600	VIII
237	*Stachys riederi* Cham.	Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
238	*Mentha arvensis* L.	Ханг.	Сл.	»	1100	IX
		Кобд.	Кбд.	сс—пс	1400—1150	VI, XIII
239	*Scrophularia incisa* Weinm.	Ср. Халх.	Онг.	пс—п	1500—1200	XI
240	*Veronica longifolia* L.	Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
241	*Odontites vulgaris* Moench	Кобд.	Кбд.	сс—пс	1400—1150	VI, XIII
242	*Pedicularis karoi* Freyn	Ср. Халх.	Онг.	сс	1700—1600	VI
		» »	Кр.	»	1000—650	XIII
243	*P. myriophylla* Pall.	Кобд.	Кбд.	»	1600	X
244	*P. resupinata* L.	»	»	пс	1150	VI
245	*P. uliginosa* Bunge	Котл. оз.	Дзбх.	сс	1500	VI
246	*P. venusta* (Bunge) Bunge	» »	»	»	1500	VI
247	*Utricularia vulgaris* L.	Вост. Монг.	Хлх.	лс	600	XIII
248	*Plantago depressa* Schlecht.	» »	»	»	900—600	V
249	*P. maritima* L.	Кобд.	Кбд.	сс	1600—1300	IX, XI
250	*Rubia cordifolia* L.	Ханг.	Сл.	лс	1100—600	V, IX
		»	Эг.	»	1400	V
251	*Galium boreale* L.	Вост. Монг.	Хлх.	»	900—600	V
252	*Lonicera microphylla* Willd. ex Schult.	Ханг.	Дзбх.	л	2050	III
253	*Valeriana officinalis* L.	Вост. Монг.	Хлх.	сс	900—600	V
254	*Adenophora lamarckii* Fisch.	Ханг.	Ид.	лс	1600—1200	VI
		»	Эг.	»	900	V
		»	Мр.	»	1200	V
		»	Сл.	»	900—600	V
255	*Aster tataricus* L. fil.	Ханг.	Сл.	лс	1100—900	V, IX
		»	Эг.	»	900	V
256	*Bidens tripartita* L.	»	Сл.	»	1100	IX
		Вост. Монг.	Хлх.	»	600	XIII
257	*Achillea ledebourii* Heimerl	Ханг.	Мр.	вг	2300—2000	II, IV
258	*Artemisia adamsii* Bess.	Кобд.	Кбд.	пс	1150	VI
259	*A. anethifolia* Web. ex Stechm.	Хэнт.	Тл.	лс	1600—1400	V
		Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1050	VIII

	Вид	Ботанико-географический район	Речная долина	Высотный пояс	Интервал абсолютной высоты над ур. м., м	Связь с классами растительности
	1	2	3	4	5	6
260	*A. annua* L.	Ханг.	Сл.	лс	1100	IX
		»	Ид.	»	1600—1200	VI
261	*A. commutata* Bess.	Кобд.	Кбд.	сс—пс	1600—1150	VI, XI
262	*A. gobica* Krasch.	Ханг.	Бдр.	л—лс	2200—1500	XI
263	*A. integrifolia* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1050	VIII, XIII
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
264	*A. intricata* Franch.	Монг. Даур.	Он.	»	950	VIII
265	*A. laciniata* Willd.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1300—1100	V
		Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
266	*A. leucophylla* (Bess.) Turcz. ex Clarke	» »	»	»	900—600	V
267	*A. macrocephala* Jacq. ex Bess.	» »	»	»	900—600	V
268	*A. pectinata* Pall.	Ханг.	Дзбх.	сс	1600	VIII
269	*A. santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch.	Вост. Монг.	Хлх.	лс	900—600	V
270	*A. sieversiana* Willd.	Кобд.	Кбд.	сс—пс	1600—1150	VI, IX—XI
271	*A. scoparia* Waldst. et Kit.	»	»	»	1600—1150	IX, X
272	*Senecio cannabifolius* Less.	Ханг.	У.—Т.	лс	1800—1600	V
273	*S. erucifolius* L.	Кобд.	Кбд.	сс	1400—1300	XIII
		Монг. Даур.	Он.	лс	1050	V
274	*Cirsium esculentum* (Siev.) C. A. Mey.	Ср. Халх.	Онг.	сс	1700—1500	VI
275	*Saussurea controversa* DC.	Ханг.	»	лс	2100—1600	VI
276	*S. elongata* DC.	Монг. Даур.	Тл.	сс	1200	V
277	*S. salsa* (Pall.) Spreng.	Кобд.	Кбд.	пс	1300—1150	IX
278	*Picris japonica* Thunb.	Ханг.	Бдр.	л	2200	IV
279	*Lactuca sibirica* (L.) Maxim.	Кобд.	Кбд.	сс—пс	1600—1150	V, IX, X, XIII
280	*Crepis sibirica* L.	Ср. Халх.	Кр.	сс	1350—1150	V, VIII, IX
281	*Hieracium virosum* Pall.	Ханг.	Сл.	лс	900—800	IX

В таблице порядок видов соответствует «Конспекту флоры МНР» В. И. Грубова (1955); для каждого вида указаны новый ботанико-географический район, речная долина,[1] высотный пояс и абсолютная привязка по высоте, а также синтаксоны, в которых он встречен. В графе «Высотный пояс» показан диапазон в колонке вертикальной поясности. Приняты следующие сокращения наименований поясов: вг — высокогорный, л — лесной, лс — лесостепной, сс — сухостепной, пс — пустынно-степной, п — пустынный. Синтаксоны ранга класса даны в соответствии с «Кратким продромусом растительности речных пойм МНР» (Миркин и др., 1979): I — *Vaccinium*, II — *Betula rotundifolia*, III — *Juniperus pseudosabina*, IV — *Kobresia myosuroides*,[2] V — *Thalictrum simplex*, VI — *Halerpestes salsuginosa*, VII — *Suaeda corniculata*, VIII — *Orostachys spinosa*, IX — *Elymus chinensis*, X — *Elymus secalinus*, XI — *Allium polyrhizum*, XII — *Nitraria sibirica*, XIII — *Beckmannia syzigachne*.

В таблице сокращения для ботанико-географических районов даны по Грубову (1955), а для речных долин приняты следующие сокращения: Хлх. — Халхин-Гол, Кр. — Керулен, Он. — Онон, Тл. — Тола, Орх. — Орхон, У.-Т. — Урьд-Тамрын-Гол, Мр. — Дэлгэр-Мурэн, Ид. — Идэр, Сл. — Селенга, Эг. — Эгийн-Гол, Тэс — Тэс-Гол, Дзбх. — Дзабхан, Кбд. — Кобдо, Бдр. — Байдраг, Онг. — Онгин-Гол.

[1] Названия рек даны по карте Монгольской Народной Республики (1966).

[2] В цитированной публикации этот синтаксон назван по синониму *Kobresia bellardii* (All.) Degl.

Авторы не ставили специальной задачей флористическое обследование; полученный результат является неким «побочным продуктом» геоботанического исследования, однако, как нам представляется, весьма полезным для ботанической географии МНР.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Отчет монгольской сельскохозяйственной экспедиции АН СССР 1947—1952 гг., 7.— Грубов В. И. (1972). Дополнения и исправления к «Конспекту флоры Монгольской Народной Республики». Нов. сист. высш. раст., 9. — Кашапов Р. Ш., Н. Манибазар, Б. М. Миркин, Л. И. Онищенко. (1977). К географии ив в поймах рек МНР. Бот. ж., 62, 5. — Миркин Б. М., Л. М. Гареева, Р. Ш. Кашапов, С. В. Максимович, Н. Манибазар, В. С. Мухаметшина, Л. Г. Наумова. (1979). Краткий продромус растительности речных пойм МНР (опыт использования флористических критериев). Бот. ж., 64, 4.

Совместная Советско-Монгольская
комплексная биологическая экспедиция
АН СССР и АН МНР.

Получено 21 VI 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Проблемы агробиогеоценологии. Тезисы докладов на Всесоюзном совещании кураторов проблем второго пятилетнего плана развития агрофитоценологии в СССР (Москва, ноябрь, 1979 г.). М., 1979. 96 с. Т. 300 экз. Бесплатно

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). PROBLEMS IN AGROPHYTOCENOLOGY. 1979

Несмотря на небольшой тираж и скромное ротапринтное исполнение, рецензируемый сборник — ответственное издание, содержащее развернутые тезисы (в ряде случаев статьи) совещания, гриф которого включил пять организаций (Министерство высшего и среднего специального образования СССР, Московский государственный университет, Агробиологическая станция «Чашниково», Всесоюзная академия сельскохозяйственных наук, Министерство сельского хозяйства СССР).

Агрофитоценологи, как известно, считают свою науку теоретической основой растениеводства, поэтому именно при оценке разработанности теории мы и рассмотрим опубликованные сообщения, сгруппировав их по тематическому сходству.

Общим вопросам посвящены статьи П. В. Юрина («Развитие агрофитоценологии и ее значение в решении хозяйственно важных проблем», с. 3—9), М. В. Маркова («Агрофитоценология как наука», с. 9—12), А. М. Гродзинского («К вопросу о задачах и предмете агробиогеоценологии», с. 13—19) и В. А. Пронина («Исследование закономерностей жизни ценотических популяций в агробиоценозах», с. 70—72). М. В. Марков посвятил свое сообщение главным образом уяснению места агрофитоценологии в системе биологических дисциплин, коснувшись также определения агрофитоценоза (далее АФ), под которым он понимает совокупность культурного растения и его нежелательных спутников — сорняков. Агробиогеоценоз (далее АБГЦ) совпадает по границам с АФ и включает соответственно всю совокупность биогенных и абиогенных компонентов однородного участка поля. Это определение наиболее традиционно и логично, его же придерживаются Юрин и большинство советских агрофитоценологов. Два других автора — Пронин и Гродзинский — высказывают иные точки зрения. Пронин считает, что АФ — это любые сообщества, созданные человеком (в том числе и лесные посадки и сады), что противоречит самому значению термина АФ, так как он происходит от греческого слова «агер», т. е. поле. Такое расширенное понимание АФ размывает границы агрофитоценологии и потому нежелательно. Следует возразить и трактовке АФ, которую дает Гродзинский. Он делает акцент на антропогенной природе АФ и не усматривает какого-либо сходства между АФ и естественными фитоценозами. Гродзинский отмечает, что «видовой состав АФ в полной мере (разрядка моя. — *Б. М.*) зависит от произвола человека, по своему желанию возделывающего ту или иную культуру» и потому «культивируемое растение можно лишь с определенной натяжкой считать доминантом или тем более эдификатором АФ, а проводить аналогию между посевом и АФ, как это делает М. В. Марков, нужно с очень большой осторожностью» (с. 14—15).

То, что лобовые аналогии ельника и поля пшеницы поверхностны и вредны, совершенно очевидно, однако это не противоречит признанию АФ синонимом посева. Культура в таком АФ — всегда доминант, а если она сомкнута, то и эдификатор, хотя, конечно, не столь сильный, как ель

или сфагнум, и действующий кратковременно, как кратковременны и сами АФ. Сорняки входят в состав АФ, но их набор не зависит от «произвола человека». Что касается эдафотопа, которому Гродзинский склонен уделять особое внимание, то он безусловно важный элемент, который последовательно сочетается с разными АФ, а стало быть, входит в состав разных АБГЦ. С эдафотопом связаны и многие биогеоценотические характеристики — флористический состав сорной синузии, педофауна и микроорганизмы. Они также, несколько трансформируясь, преимущественно по количественному составу, оказываются «сквозными» по отношению к ряду сменяющихся во времени АФ и АБГЦ. Таким образом, в одном АБГЦ мы всегда имеем очевидную гетеробатмию (разновозрастность) признаков: более устойчивые многолетние виды сорняков, постоянно присутствующие микроорганизмы, педофауна и однолетние культурные растения.

Весьма сложным вопросом является определение границы между агрономией и агрофитоценологией. Когда агрофитоценология возникала, агрономия имела уже тысячелетний опыт. Агрономы всегда были и остаются стихийными агрофитоценологами и много внимания уделяют основному фактору взаимовлияния компонентов в АФ — конкуренции. Качественное отличие агрофитоценологии от агрономии заключается в том, что агрофитоценология применяет экологический подход, суть которого — анализ посева на популяционном и фитоценотическом уровнях, установление элементов сходства с естественными сообществами в целях обучения «опыту» у природы по созданию фитоценотически закрытых и оптимальных сообществ для разных условий среды. К сожалению, ряд статей сборника (В. Е. Лазарчика «Изыскание способов обработки и удобрений почв, способствующих повышению качества и уровня урожая агрофитоценозов при совершенствовании их структуры в зависимости от агрохимических и физических свойств почвы», с. 42—45; М. Ф. Овчинниковой, Д. С. Орлова «Биохимические основы прогнозирования изменений свойств почв в агробиогеоценозах под влиянием техногенных загрязнений», с. 60—63; Л. А. Гришина «Изучение лимитирующих и стимулирующих факторов продуктивности агробиогеоценозов», с. 67—70; У. Ш. Сатыева, Л. И. Осиповой, Г. Ф. Митрофановой «Загрязнение почвы некоторыми ароматическими углеводородами — выбросами нефтехимических предприятий — и влияние их на самоочищающуюся способность», с. 76—78; А. В. Юриной «Исследование взаимоотношений между компонентами агробиогеоценозов в современных теплицах и создание высокопродуктивных агрофитоценозов защищенного грунта», с. 90—93) являются агрофитоценологическими не по содержанию, а лишь по терминологии. Остаются за рамками тематики сборника статьи А. А. Часовенной «Основные принципы формирования живой природы города — одна из проблем культурбиогеоценологии» (с. 63—67), П. А. Мороза «Интенсификация садоводства и почвоутомление» (с. 83—86) и даже И. Н. Рахтеенко, Б. И. Якушева, И. А. Каурова, Б. С. Мартиновича «Изучение эколого-физиологических взаимоотношений растений в фитоценозах» (с. 22—31), где в основном рассматриваются вопросы лесной биогеоценологии.

Изучение функции АФ и отражающих ее особенностей структуры — важнейший аспект агрофитоценологии и он по праву главенствует в сборнике. Обсуждаются различные вопросы токсикоза и утомления почв (Г. Е. Пивоваров, «Исследование токсикоза почв в агробиогеоценозах и разработка мер снижения его отрицательных последствий для урожая», с. 45—50; Н. Н. Дзюбенко, «Физиолого-биохимическое взаимодействие в агрофитоценозе и почвоутомление», с. 86—90), роль почвенных микроорганизмов (Э. А. Головко, «Роль микроорганизмов в устойчивом функционировании агрофитоценозов», с. 50—53), альгокомпоненты сообществ (Р. Г. Минибаев, «Анализ факторов формирования агробиоценозов как основа управления их продуктивностью», с. 19—22), популяционные закономерности (Н. С. Камышев, «Пропорции половых фитоценопопуляций избранных видов растений», с. 40—42; В. А. Пронин, уже упомя-

нутая статья). Кроме того, к этому разделу следует отнести две статьи общетеоретического установочного характера: Р. В. Уразметова, С. М. Кремлева, М. Х. Ахтямова, «Факторы формирования агрофитоценозов как основа управления их продуктивностью» (с. 73—76) и В. И. Шанда, «О направлениях разработки основ агробиогеоценологии» (с. 78—80). Давая оценку трем первым работам, отметим, что вопрос о почвоутомлении достаточно сложен и окончательное определение места аллелопатии в этом процессе еще нуждается в дополнительном обосновании. Вычленить прямое и опосредствованное микроорганизмами влияние на отсутствие плодосмена нелегко. Это, в частности, показано и Головко, хотя он и считает микроорганизмы лишь индикаторами почвоутомления, а не его причиной.

Работа Камышева, несмотря на интересный фактический материал, вызывает недоумение общей постановкой вопроса, так как автор претендует на некую «новую трактовку популяции». К популяции Камышев относит группу «особей внутри вида и ассоциации, отличающуюся от других групп вида и ассоциации по возрасту, полу и генотипическому составу» (с. 40). Что, кроме терминологической путаницы, дает такая трактовка в отличие от традиционной «старой», понять довольно трудно.

Три другие статьи этого раздела в целом также должны быть оценены как спорные. Пронин обосновывает норму высева, исходя из коэффициента плодовитости (соотношение высеянных и собранных семян) и доказывает совершенно очевидное: она должна быть ниже, чем оптимальная биологическая плотность, при которой коэффициент принимает значение, равное единице. Уразметов с соавторами, ссылаясь на многочисленные литературные источники (в том числе на работы Ляпунова, Уранова и др.), также обосновывают и без того очевидную необходимость изучения АФ на уровнях от организма до сообщества. Авторы апеллируют и к практике земледелия, безосновательно утверждая, что «мы можем создавать устойчивые и организованные сообщества во времени и в пространстве» (с. 75), хотя это еще только задача и, быть может, даже не самого близкого будущего, некий идеал устремлений агрофитоценологов.

Шанда обрушивает на читателя поток крайне сложно воспринимаемых теоретических концепций, среди которых фигурируют «экологическая геометрия посевов» и «изучение влияния конфигурации посевов на их продуктивность» (!), а также «комбинаторный анализ для оценки экологической и информационной емкости АБГЦ». В заключение он утверждает, что настало время «выдвижения рабочих гипотез и постулирования начал агробиогеоценологии» (с. 80). Чего-чего, а рабочих гипотез, как и теоретических начал, в агрофитоценологии уже достаточно!

Самое удивительное, что ни Пронин, ни Уразметов с соавторами, ни Шанда в своем теоретизировании не идут дальше логических упражнений и не приводят никаких фактических данных.

В основе конструирования новых типов агрофитоценозов лежит принцип дифференциации экологических ниш, но эта краеугольная концепция современной экологии никем из авторов не используется. И все-таки принцип ниши оказывается «стоящим за» этими работами. В общем плане вопрос о возможности защиты посевов от сорняков повышением уровня фитоценотических отношений обсуждает Н. Е. Воробьев («Разработка агрофитоценологических обоснований интегральной системы подавления сорных растений в посевах», с. 53—57), сопоставляющий конкурентную мощность разных культурных и сорных видов. Интересны первые результаты поиска фитоценотической совместимости в посевах многолетних трав, которые привели В. П. Иванов, Р. И. Владыкина, Р. А. Касимов («Разработка высокопродуктивных агрофитоценозов из многолетних трав на мелиорированных пойменных землях при орошении», с. 31—36), а также Е. А. Соколова и Г.И. Микрюков («Признаки подбора компонентов совместных разновидовых посевов», с. 37—39), работавшие с однолетними кормовыми культурами. Этот же аспект — о дифференциации потребления ресурсов — развивает и П. В. Юрин, когда предлагает высевать разнокачественный посевной материал.

Конструкционное направление в агрофитоценологии, пожалуй, самое перспективное, так как одновидовые посевы, где все растения потребляют одни и те же ресурсы в одно и то же время, крайне несовершенны и аналогичны естественным сообществам, существовавшим до времени появления цветковых растений. Однако на данном этапе подбор фитоценотически совместимых сочетаний ведется еще чисто эмпирически и мы не располагаем знанием параметров конкурентной мощности и специфики вида и методов их измерения. Установив такие параметры совместимости, можно будет добиваться оптимальных сочетаний популяций путем математического моделирования без трудоемкого и дорогостоящего перебора всех возможных сочетаний для достижения результата методом проб и ошибок.

Инвентаризационный аспект в этом сборнике представлен бедно. Гродзинский в развитие своих представлений о роли эдафотопа предлагает выделять типы АФ и АБГЦ по потенциальным особенностям земель и именовать такие типы льно-клеверно-картофельным или пшенично-свекловичным. (Нетрудно видеть в этом отголоски взглядов украинских лесотипологов). При этом он, практически сводя классификацию АБГЦ к классификации почв, как и Юрин, резко отрицательно высказывается по вопросам «сорняковой» агрофитоценологии, которая широко распространена в Европе, имеет сторонников в нашей стране и уже дала результаты оценки потенциальных возможностей почвы именно по индикаторам-сорнякам. Высказывания Гродзинского особенно досадны в связи с тем, что в 1974 г. в Галле был симпозиум по агроботанике и его «Труды», как и некоторые другие оригинальные работы, использующие «сорняковый» подход, регулярно рецензировались в «Ботаническом журнале». Поэтому сегодня уже недопустимо писать о том, что этот подход «поощряет размножение и одобряет развитие сорняков на полях» (с. 15). Засоренность полей в ГДР, где наиболее развит этот подход, не выше, чем на Украине, где работает Гродзинский.

Робкую попытку защитить «сорняковый» подход делает В. В. Туганаев («Состояние проблемы классификации агрофитоценозов», с. 57—60). Он дает обзор подходов к классификации АФ и отмечает пользу эколого-флористического подхода, советуя руководствоваться при классификации работами А. С. Станцявичуса (1959), В. Д. Александровой (1969), М. В. Маркова (1972), А. А. Часовенной (1975) и Б. М. Миркина (1978). Следование этому совету принесет агрофитоценологам не много пользы, так как Марков и Часовенная являются авторами неупомянутого Туганаевым «ультрафитоценотического» подхода — выделение формаций по культурным доминантам, а Александрова, являясь крупным специалистом по вопросам классификации естественной растительности, агрофитоценозам в своей монографии не уделяет ни одной строчки. Огорчает, что Туганаев, как и остальные авторы сборника, полностью игнорировали и многочисленные публикации зарубежных ученых, специально занимающихся данным вопросом. Эколого-флористический («сорняковый») подход правомерен, так как эволюция разных видов сорных растений шла в плане адаптации к почвенным условиям и в большей или меньшей степени независимо от возделываемых культур. В общетеоретическом плане, если исходить из рассмотренного выше определения АФ как совокупности культурных и сорных растений, такие классификации должны рассматриваться как синузиальные, хотя нет особых оснований запутывать терминологию и называть выделяемые типы не ассоциациями и субассоциациями, а единицами системы синузий — унионами, социэтетами и федерациями.

Заканчивая рецензию, следует подчеркнуть, что теоретический уровень агрофитоценологии еще не может быть оценен как высокий и позволяющий этой отрасли геоботаники возглавить растениеводство.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 10 I 1980.

ДК 019.941 : 002.01 : 58 .9

Б. А. Быков. Геоботаника. Изд. 3-е, перераб. Наука, Казахской ССР, Алма-Ата, 1978. 282 с. Ц. 2 р. 50 к. Т. 1700 экз.

В. М. МИРКИН. *BYKOV B. A.* GEOBOTANY. 1978

Если проследить эволюцию взглядов Б. А. Быкова по принципиальным вопросам фитоценологии, то можно отметить, что его основные идеи были сформулированы уже к 1957 г. (когда вышло 2-е издание его «Геоботаники»), но еще до того момента, когда мировая фитоценология вступила в свой современный этап развития (Трасс, 1976). В дальнейшем Быков осовременивал свои концепции (хотя нередко в достаточной мере формально), и потому, оценивая книгу в целом, нельзя не заметить, что она освещает геоботанику очень неполно. В частности, целиком отсутствует обсуждение одного из краеугольных положений современной фитоценологии — концепции климакса; нет в работе сведений по наиболее распространенной в мире классификационной концепции Браун-Бланке; в списке работ не цитируется ни одной статьи из вышедшего под редакцией R. Whittaker 5-го тома «Handbook of vegetation science» (1973), который был посвящен проблемам классификации и ординации и явился результатом совместной работы крупнейших специалистов мира (в том числе и ряда советских ученых). Не удивительно, что методы классификации и ординации по этой причине изложены фрагментарно.

Кратко прореферируем и обсудим основные идеи рецензируемой книги, которые положены автором в ее основу.

Первая глава называется «Геоботаника и ее проблемы» и, пожалуй, в большей степени, чем остальные разделы книги, насыщена спорными положениями. Так, автор в этой главе утверждает.

1. Фитоценозы в своем составе включают также и биогенные части среды — почву и фитоклимат (несколько ниже автор относит к признакам фитоценоза и его животное население, чем полностью сотрет грань между фитоценозом и биогеоценозом).

2. Может быть выделено 11 направлений фитоценологии. Но в этом списке мы встретим явно отмершие и представляющие чисто теоретический интерес направления довоенного периода — англо-американское экологическое Ф. Клементса, скандинавское фитосоциологическое Р. Сернандера и Г. Дю Рие, и в то же время будем тщетно искать фамилии лидеров современной экологии и фитоценологии США Р. Уиттекера и Р. Макинтоша, английских исследователей Р. Кершоу и Д. Гудола и многих других, кто сегодня действительно играет ведущую роль в мировой науке. Указав среди советских направлений «статистическое» (В. Василевич, Т. Фрей, Б. Миркин), хотя по масштабу оно вряд ли может быть поставлено в один ряд с «советским фитоценологическим» направлением, Быков ни словом не обмолвился об эстонском направлении Т. Липпмаа и А. Вага, которое ныне успешно продолжают Х. Х. Трасс, В. В. Мазинг, Т.-Э.-А. Фрей, Р. А. Лаассимер и другие авторитетные ученые, развивающие советскую фитоценологию.

3. Общей методологией геоботаники является диалектический материализм, но частная методология разработана недостаточно ввиду молодости геоботаники как науки.

Однако думается, что геоботаника — уже вполне сформировавшаяся и почтенная по возрасту наука. Ныне ее методология сделала не замеченный Быковым резкий «рывок вперед» после перехода большинства фитоценологов к диалектическому пониманию сути растительности как единства непрерывности и дискретности. Именно это определило соотношение роли методов классификации и ординации и бурный прогресс статистических методов.

4. Среди методов геоботанических исследований выделено несколько групп, причем противопоставляются «большая группа методов, заимство-

ванных в почвоведении», или «методы ординации, служащие для анализа ценопопуляций», «методам математического анализа геоботанических данных». Это неверно, так как математические методы и моделирование могут быть аппаратом для описания любых данных, как чисто фитоценотических, так и полученных с помощью методов, заимствованных у почвоведения.

Главу «Фитоценозы» автор начинает с исторической ошибки, утверждая, что «открытие» фитоценозов сделано И. Комовым (1788).[1] О фитоценозах знал уже К. Линней (Трасс, 1976). Далее Быков красочно характеризует фитоценоз тянь-шанского мшистого ельника как пример развитого растительного сообщества с выработанными связями и переходит к ответственной задаче определения фитоценоза. Он пишет: «Рассматривая и определяя фитоценоз, мы включаем в него не только автотрофные, но и гетеротрофные организмы, причем не только гетеротрофные растения, но и животные. Конечно, геоботаник — не зоолог, но без учета деятельности ряда животных, особенно фитофагов, невозможно уяснить многие стороны авторегуляции фитоценозов и их устойчивости. И практически ни один сколько-нибудь серьезный геоботаник не проходит мимо вредителей леса, лугов и пастбищ» (с. 33). Если встать на такую точку зрения последовательного руководствования «принципом взаимообусловленности», постепенно стираются границы не только между фитоценологией и биогеоценологией, как это сделал Быков, но и между биогеоценологией, почвоведением и геологией, так как без почв невозможно уяснить, что такое растительность, а без геологии — что такое почвы.

Условность понятий «фитоценоз» и его «рабочий характер» делают в современной науке фитоценологию «подсобницей» биогеоценологии или экологии в широком понимании этого слова, объем фитоценологии постепенно сужается и часть ее переходит в экологию. Однако это не меняет определения фитоценоза как физиономически однородной на глаз совокупности связанных условиями среды и взаимодействующих популяций растений в пределах более или менее однородного местообитания и фитоценологии как науки об этих совокупностях. Фитоценолог может параллельно с изучением растительности собирать материал не только о вредителях-насекомых, но также и по этнографии, и все же это не означает, что этнографию (ведь использование растительности в условиях скотоводческих районов прямо связано с укладом жизни коренного населения) следует считать разделом геоботаники.

В недалеком прошлом при определении фитоценоза, кроме его состава, как объект дискуссии фигурировала и его устойчивость. Действительно, от абсолютно неустойчивых пашенных сочетаний (где тем не менее имеется характер ценотических отношений) через ряд посевы многолетних трав — нарушенные в разной степени пастбища мы приходим к стабильным исаморегулируемым сообществам. Где же на этом градиенте провести границу между фитоценозами и не фитоценозами? В советской геоботанике в 30-х гг. после дискуссии о том, что такое фитоценоз, большинство геоботаников приняли точку зрения В. Н. Сукачева: считать любые совокупности взаимодействующих популяций фитоценозом и не вводить признак устойчивости в число обязательных критериев дефиниции. Понятно, что такое определение было условным, так как в природе никакой очерченной границы между фитоценозами и не фитоценозами не существует. Но оно было принято многими геоботаниками и было удобно для геоботанической практики. Однако Быков вновь настаивает на введении критерия устойчивости в признаки фитоценоза. В конце концов можно договориться всем понимать фитоценоз, по Быкову, как устойчивые совокупности и выделять еще проценозы для неустойчивых сочетаний растений. Но чем такая постановка вопроса лучше для работы, стоит ли тратить силы и время на новую дискуссию, которая ничего конструктивного на данном этапе дать не может?

[1] Цитированные автором издания в библиографический список к рецензии не включены.

Нечеткость понимания автором объема фитоценологии прослеживается и в остальных главах книги. Так, в главе «Строение фитоценозов — синморфология» подробно анализируются жизненные формы и биоэкоморфы. Этими понятиями фитоценолог пользуется, но они заимствуются из аутэкологии. Автор достаточно квалифицированно и полно рассматривает различные стороны теории и методов изучения ценопопуляций, однако зачем так продробно разъяснять способ расчета среднего квадратического отклонения, ведь курс статистики слушают студенты университетов, педагогических и сельскохозяйственных вузов?

Характеризуя ярусность, автор доводит весьма простой вопрос стратификации зеленой массы фитоценозов по вертикали до того уровня сложности,когда за «массой» понятий (ярусы главные, второстпенные, надземные, подземные, полога и т. д.) пропадает основное свойство растительности — диалектическое единство дискретности и непрерывности распределения фитомассы по вертикали. В условиях почвы ярусы вообще не выражены (Работнов, 1978), а их существование в надземных частях сообществ — частный случай, представляющий флористически бедные и простые по структуре сообщества лесов умеренных широт. В травяной растительности и в тропических лесах слоистость, как правило, не выражена.

Более удачно у автора рассмотрен вопрос о горизонтальной структуре фитоценозов, хотя он и здесь сместил его центр тяжести из фитоценологии в биогеоценологию, сконцентрировав внимание на парцеллярной структуре. Парцелла, как общепринято, является элементом биогеоценоза, а не фитоценоза. Перенасыщена аутэкологической информацией и глава «Среда фитоценозов — синэкология».

Новым и в целом удачным является введение автором особого раздела геоботаники — синбиологии. Синбиологии (размножение растений, трофические связи организмов в сообществах, консорции, ассоциированность особей и ценопопуляций) посвящена 5-я глава. В чисто теоретическом плане здесь много интересных мыслей, однако, делая попытку обсудить вопросы методики с использованием статистических формул, Быков не совсем прав, когда так же, как и в другой своей книге (Быков, 1970), после приведения коэффициента сопряженности Н. Я. Каца пишет: «За рубежом используются и другие формулы» (с. 153) и в качестве примера такой «зарубежной» формулы приводит. . . формулу коэффициента корреляции при использовании альтернативных данных, которая из-за своей простоты и распространенности вошла во все вузовские учебники биологической статистики (часто ее называют формулой Браве, Браве—Пирсона, коэффициентом Чупрова и др.). И в СССР, и за рубежом используются десятки индексов для оценки межвидовой связи.

Глава «Динамика фитоценозов — синдинамика» могла бы быть оценена как удача книги, если бы наряду с оригинальными концепциями синкинетики были рассмотрены и более распространенные среди геоботаников классификации смен В. Н. Сукачева (такие понятия, как гологенез, гейтогенез), Т. А. Работнова (классификация обратимых форм изменений фитоценозов) и уже упомянутая концепция климакса.

В следующей главе «География фитоценозов — синхорология» автор также ни словом не обмолвился о системе хорологических единиц, которую используют большинство советских геоботаников и которая была подробно рассмотрена в фундаментальной сводке по картированию растительности С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972).

В главе «Таксономия и систематика фитоценозов» при рассмотрении методов ординации наблюдаются ошибки. Автор использует ни кем другим не применяемый термин «факторальный анализ» (быть, может, имеется в виду факторный? Однако это не опечатка, подобный термин был использован и во 2-м издании) рассматривая в качестве примера этого метода. . . диаграмму Чекановского. Раздел главы о классификации автор ограничил в основном изложением собственной системы и игнорировал все другие, которые широко распространены в современной фитоценологии. Заме-

тим, что биоэкологическая классификации Быкова, в которой как высшие единицы фигурируют отдел моховой растительности, отдел растительности голосемянных, отдел растительности покрытосемянных и др., является по своей природе эклектичной, так как экология и эволюция, синтаксоны и таксоны связаны неоднозначно и потому сходные экологические условия оказываются пригодными для представителей разных отделов классификации Быкова. Наконец, имеется большое число сообществ, где вместе произрастают покрытосемянные, голосемянные, мохообразные и пр.

Книгу завершает небольшая глава об охране растительности и ее преобразовании.

Всей книге недостает элемента сопоставления взглядов автора со взглядами других ученых. Тем самым преимущества предлагаемого им понятийного и терминологического аппаратов остаются неясными. Понятийный аппарат и терминология являются важными элементами науки. Накопление знаний, естественно, вызывает необходимость совершенствования и понятийного аппарата, и терминологии. Но это не может быть самоцелью, и каждый раз, вводя то или иное понятие или предлагая новый термин, ученый должен быть уверен в том, что старое понятие себя исчерпало и предлагаемое им новое глубже и формализованнее. Где лежит граница между допустимыми и недопустимыми терминологическми нововведениями, определить бывает сложно, однако если анализировать с этой точки зрения рецензируемую книгу, то факт наличия многих ненужных нововведений вполне очевиден.

Вот некоторые предлагаемые Быковым термины: аллелогония, анценозы, ации, биолины, биотоценогенез и биотоценогения, дензекторы, доминуленты, инфлюенты, коннекторы, консорбенты, медиопативный процесс, некроподиум, предоминанты, предплакоры, синеция, синэкия, созология, субвиоленты, субпатиенты, терректоры, трансгенез, факторальный анализ, фитоценозы интерсериальные, гипоклимаксовые, ценокинез, эдасфера, эзогенез, эзодоминанты.

Завершая рецензию, остается сказать, что название книги неправомочно. Книга не дает представления о геоботанике как науке и является субъективным, выборочным, спорным, а иногда и ошибочным изложением сравнительно небольшой части вопросов. Ее ни в коей мере нельзя рекомендовать студентам как учебное пособие или специалистам с недостаточной подготовкой, так как они окажутся дезориентированными в проблематике геоботаники. Для этой книги как изложения оригинальных взглядов (и тем более имеющей оригинальное изложение — автор в качестве эпиграфов к отдельным главам цитирует стихи Н. Астафьевой, Вл. Луговского, Н. Грибачева, Дж. Свифта, И. Гете и свои собственные) больше подошло бы название «Этюды по фитоценологии».

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1957). Геоботаника. Изд. 2-е, испр. Алма-Ата. — Быков Б. А. (1970). Введение в фитоценологию. Алма-Ата. — Грибова С. А., Т. И. Исаченко. (1972). Картирование растительности в съемочных масштабах. В кн.: Полевая геоботаника, 4. Л. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. М. — Трасс Х. Х. (1976). Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л. — Handbook of vegetation science. (1973). 5. Ed. by R. H. Whittaker. The Hague.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 11 VII 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : (005) : 581.9

Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа, Башкирский филиал АН СССР, 1975 : 1—228. Ц. 84 к. — **Аспекты оптимизации** количественных исследований растительности. Уфа, Башкирский филиал АН СССР, 1976 : 1—177. Ц. 78 к. — **Статистические методы** анализа почв, растительности и их связи. Уфа, Башкирский филиал АН СССР, 1978 : 1—166, с илл. Ц. 1 р. 20 к.

YU. A. ZLOBIN. (*A REVIEW*). THE SYSTEMATICAL METHODS OF THE CLASSIFICATION OF VEGETATION AND THE ESTIMATION OF ITS RELATIONS WITH THE ENVIRONMENT. 1975. — THE ASPECTS OF OPTIMISATION OF THE QUANTITATIVE STUDIES OF VEGETATION. 1976. — THE STATISTICAL METHODS OF THE ANALYSIS OF SOIL AND VEGETATION AND THEIR RELATIONS. 1978

В Уфе (Институт биологии Башкирского филиала АН СССР, Башкирский государственный университет, Башкирский государственнй педагогический институт) работает коллектив геоботаников, который в середине шестидесятых годов сформировал и с тех пор возглавляет Б. М. Миркин. На протяжении сравнительно короткого трехлетнего периода этот коллектив подготовил и опубликовал три сборника научных трудов общим объемом в 32.7 п. л. Они включают 23 статьи, довольно тесно объединенные как объектами изучения, так и общим методическим подходом. Представленные в рецензируемых сборниках статьи достаточно четко распадаются на четыре группы: а) разработка новых подходов и методов количественной геоботаники; б) совершенствование и критическая оценка возможностей уже существующих и широко используемых при изучении растительного покрова геоботанических методов; в) изложение результатов региональных исследований закономерностей растительного покрова на базе методов количественной геоботаники, которые демонстрируют возможности и преимущества использования статистических приемов обработки материала; г) обзорные работы.

Для общего стиля сборника характерна «монографичность» публикуемых статей: большинство из них имеют объем более 1 п. л., а некоторые — до 4. Располагая обширным и в ряде случаев уникальным фактическим материалом количественного учета растительности, авторы приводят его в обширных таблицах, которые позволяют читателю самому проверить аргументированность выводов, а при необходимости дать свою интерпретацию материала. В совокупности эти три сборника отражают три последовательных этапа работы уфимской геоботанической группы. Их логическим завершением явилась публикация Б. М. Миркиным и Г. С. Розенбергом «Фитоценологии». Третий из рецензируемых сборников (1978 г.) интересен тем, что показывает результаты применения количественных методов в исследованиях почвоведов.

Один из принципиально новых подходов к проблеме классификации растительного покрова, развиваемых уфимскими геоботаниками, состоит в использовании теории распознавания образов в фитоценотических исследованиях. Г. С. Розенберг в статье «К методике использования теории распознавания образов в фитоиндикационных исследованиях» (1975, с. 5—37) рассматривает ряд теоретических подходов и практических приемов применения этой теории. Отмечается, что завершающая стадия работы — непосредственное опознание объектов-описаний ЭВМ — требует минимального расхода машинного времени (3—4 мин). К сожалению, автор не приводит данных о расходе времени, необходимого для реализации начальных этапов работы. В другой публикации на эту тему (Карпов и Розенберг «Эксперимент по машинному распознаванию засоления пойменных почв Башкирского Зауралья и Предуралья по растительности», 1975, с. 218—222) авторы приводят результаты применения подхода, разработанного Розенбергом. В третьей статье Г. С. Розенберга по этой теме («Некоторые вопросы оптимизации процесса распознавания условий среды по растительности», 1976, с. 6—34) автор предлагает усовершенство-

ванный алгоритм распознавания, который включает: а) выбор 22—25 наиболее информативных признаков-видов, б) обучение ЭВМ введением пяти групп описаний по 12—15 в каждом, в) распознавание по растительности градаций экологического фактора. В настоящее время алгоритм с правильностью 73—82% позволяет опознавать принадлежность описания к 2—4 градациям экологического фактора.

Во второй группе статей центральное место, безусловно, занимает работа Б. М. Миркина «О некоторых требованиях, предъявляемых к исходным данным геоботанического исследования с использованием аппарата математической статистики» (1976, с. 35—60). Обсуждаемые им вопросы не новы, но автору в ряде случаев удалось найти новый и рациональный подход к их решению. Выдвигая в качестве критерия для определения размера учетной площадки понятие гомогенитета растительности и ограничивая признаки растительности всего двумя (видовой насыщенностью и постоянством), автор показывает, что для пустынь оптимальная учетная площадка должна иметь размер 10×10, для сухих степей — 5×5, а для луговых степей — 2×2 м. Здесь же впервые предлагается новое понятие количественной геоботаники «площадь опознания». Миркин высказывает суждение, что площадь опознания фитоценозов равна 0.1—0.25 м². Для луговых сообществ это, видимо, так, но для опознания лесных, пустынных и тундровых ценозов этого фрагмента может быть недостаточно. Имеет узко-луговое применение и следующий тезис: «чем больше видов образует фитоценоз, тем меньше площадь описания» (с. 40). Не отрицая этой зависимости, надо добавить, что на размер площади описания влияют не только общая видовая насыщенность, но также размер особей вида, характер их размещения в ценозе и стабильность обилия, при чем эти последние факторы часто перекрывают действие первого. Касаясь вопроса о приемлемых в геоботанической практике методов учета обилия растений, Миркин приводит убедительные доказательства преимущества проективного учета как «наиболее экономичного и объективного». Предлагаемая им 5-балльная шкала оценки покрытия (I $<$ 5%, II — 6—15%, III — 16—25%, IV — 26—50%, V $>$ 50%) всесторонне обоснована, критически проверена и заслуживает широкого внедрения в практику. Еще раньше высокая информативная ценность метода проективного учета была показана В. С. Ипатовым (1964), который исследовал 9-балльную равномерную шкалу. К обсуждаемой статье тематически тесно примыкает работа С. И. Янтурина, Е. А. Обыденнова и Р. Н. Хафизова «К вопросу о планировании точности учета в луговом травостое» (1976, с. 118—126).

В геоботанической литературе широко используются различные индексы межвидовой ассоциированности растений. Несколько статей на эту тему представляют особый интерес, так как уфимские геоботаники располагают наибольшим практическим опытом работы с ними. В рецензируемых сборниках читатель найдет статью Г. С. Розенберга (1975, с. 223—227), в которой приводится ошибка выборочности начинающего приобретать популярность индекса ТКД. С нашей точки зрения, положительной оценки заслуживает статья Л. Г. Наумовой «К оптимизации выделения групп сопряженных видов в матрицах межвидовых сопряженностей» (1976, с. 103—117), в которой демонстрируется, что отдельные индексы ассоциированности «имеют принципиальные различия». В этой же статье приводятся материалы сопоставительной обработки серии описаний растительности с целью выделения групп экологически сопряженных видов двумя методами: методом корреляционных плеяд П. В. Терентьева и на основе кластерного анализа в форме фенограмм. Автор приводит убедительные доказательства преимуществ второго метода. В другой статье Наумовой (1976, с. 61—92) содержатся результаты сравнительного анализа коэффициента Коула и ТКД, который опирается на уникальный по объему и качеству фактический материал, и рассматривается их зависимость от характера выборки. Исследование Наумовой окончательно закрепляет «права гражданства» ТКД в геоботанической литературе, хотя применение его допустимо не во всех случаях.

Ряд статей, представленных в рецензируемых сборниках, касается анализа топоклинов. Анализом топоклинов в 1974 г. Б. М. Миркин предложил называть ординацию по широтному или высотному градиентам, которые отражают изменения комплекса прямо и косвенно действующих экологических факторов. Анализ топоклинов уфимскими геоботаниками достаточно формализован. Правомерность выравнивания данных в дисперсионном комплексе методом скользящей средней обосновывается Г. С. Розенбергом в статье «Об одном несложном методе уточнения факториальной дисперсии в однофакторном дисперсионном комплексе» (1976, с. 93—102). В статье Ц. Даважамца, Б. Дашняма, Р. Ш. Кашапова и Б. М. Миркина «Опыт сравнительного анализа топоклинов растительности степей и пустынь Центральной Монголии» (1975, с. 168—217) метод широтных топоклинов применен на обширной равнинной территории, т. е. в оптимальных для реализации этого метода условиях. Использованы достаточно протяженные профили (225 и 335 км). Полученные выводы, несомненно, представляют широкий ботанико-географический, экологический и фитоценотический интерес. В статье К. К. Габбасова и Ф. М. Хурматуллина (1978, с. 136—148) анализ топоклинов применен к растительности Башкирского Предуралья в форме ординации вдоль широтного градиента протяженностью примерно в 350 км. Особый интерес этой работе придает то обстоятельство, что в качестве объекта здесь выступает растительный покров хорошо изученной территории с досточно известными закономерностями зональных изменений растительности и поэтому правильность выводов легче оценить. Хотя сами авторы называют свою работу «методическим экспериментом», ее результаты представляют и более широкий интерес.

В сборнике 1978 г. читатель находит серию статей, посвященных ординационному анализу как в форме критического освещения различных техник ординации, так и в форме приложения некоторых из них к различным типам растительности. В статье Г. С. Розенберга и Б. М. Миркина «Эволюция и сравнение ординационных техник» (1978, с. 95—117), безусловно одной из наиболее значимых во всех трех сборниках, предлагается новый вариант классификации ординационных техник и показываются их возможности для решения конкретных геоботанических задач. Статья открывается «визитными карточками» 10 методов ординации. Принципиальная ценность рецензируемой работы состоит в том, что в ней впервые в геоботанической литературе все 10 методов последовательно были применены к одному объекту. При оценке десяти полученных вариантов ординации перед авторами прежде всего встал трудно разрешимый вопрос о точке отсчета, т. е. о том варианте ординации, который можно принять за контроль. Авторы, опираясь на оценку Уиттекера, в качестве контроля выбрали результаты прямого градиентного анализа, так как он дает более легко интерпретируемый материал. По сравнению с этим методом ряд других приемов ординации привел к явно искаженной картине. В заключение статьи авторы публикуют ключевую таблицу, позволяющую выбрать наиболее целесообразный метод ординации. В этой таблице три входа: наличие данных о среде, широта охваченного выборкой экологического градиента и наличие ЭВМ. В случае наличия у исследователя лишь отрывочных данных о характере экологического градиента Розенберг и Миркин рекомендуют к широкому использованию композиционную ординацию Коттэма. В статье Б. М. Миркина, А. Н. Бублиенко и Г. С. Розенберга «Композиционная ординация: условия применения и оптимизация техники» (1978, с. 129—135) этот метод обсуждается подробно и подвергается творческому усовершенствованию. Главная идея авторов состоит в использовании в качестве «точек опоры» ординации не по одному концевому описанию (как это рекомендуется Коттэмом), а по группе их. В небольшой статье Бублиенко «Ординационный анализ влияния пастьбы скота на травяной ярус снытевых лесов южного Урала» (1978, с. 118—128) приведен весьма актуальный материал, раскрывающий влияние антропогенных воздействий на лесные сообщества. Не отрицая правомер-

ности непрямой ординации, которой пользовался автор, следует подчеркнуть, что информативность выводов была бы выше при учете интенсивности выпаса в форме непосредственной оценки пастбищной нагрузки или плотности почвы, т. е. при прямом градиентном анализе.

В третьей группе работ внимание читателя останавливается на большой статье Р. Ш. Кашапова, Б. М. Миркина и В. С. Мухаметшиной «Степи Тэвшрулэха» (1975, с. 38—167). В этой работе излагаются результаты изучения большого, преимущественно степного участка (площадью более 120 тыс. га) Северо-Восточного Хангая (МНР). Авторы выявили закономерности распределения основных видов растительного покрова по градиенту высоты и градиентам основных экологических факторов, а также выполнили классификацию основных степных сообществ с использованием техники блок-метода. Работа иллюстрирует жизненность используемых количественных методов и информативность их результатов для геоботанической практики.

К числу обзорных работ относятся две публикации: статья Б. С. Флейшмана «Системные методы в экологии» (1978, с. 7—28), в которой содержится ряд интересных, но довольно далеких по содержанию от основного ядра работ мыслей о системологии, и статья Б. М. Миркина, Р. Г. Минибаева, Т. В. Поповой и Ф. М. Ханова «О некоторых итогах количественных исследований в Башкирии» (1976, с. 127—176). В последней дается обзор основных этапов и направлений работы уфимских геоботаников с 1964 по 1976 г. Статья завершается публикацией библиографического списка работ, выполненных в области геоботаники уфимской группой в 1966—1976 гг., насчитывающего 176 работ.

Рецензируемые сборники интересны не только в плане научной проблематики, которая в них представлена, но и как определенная характеристика уфимского геоботанического коллектива. По классификации Х. Х. Трасса (1976), этот коллектив был определен как научное направление, но если мы сопоставим современное лицо уфимской геоботаники (включая и некоторые новые публикации этой группы, которые в данной рецензии, естественно, не рассматривались) с четырьмя критериями научной школы, предлагаемыми Х. Х. Трассом, то можно видеть, что для коллектива уфимских геоботаников характерны и единство в решении определенного круга научных проблем, и свой достаточно оригинальный теоретический и методический подход, и заметное растущее влияние на развитие современной фитоценологии. Коллектив геоботаников Башкирской АССР в этой связи делает серьезную заявку на переход из ранга научного направления в ранг научной школы. Остается лишь пожелать авторам рецензируемых сборников дальнейших успехов.

ЛИТЕРАТУРА

Ипатов В. С. (1964). Оценка данных при проективном учете. Бот. ж., 49, 3. — Трасс Х. Х. (1976). Геоботаника.

Ю. А. Злобин.

Ульяновский сельскохозяйственный институт.

Получено 22 III 1979.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 502.7 (47+57)

СОВЕЩАНИЕ «ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ ПАМЯТНИКОВ ПРИРОДЫ В СОСТАВЕ ПАМЯТНИКОВ ИСТОРИИ И КУЛЬТУРЫ» (28—31 VIII 1979, Псков)

A. S. KARPENKO, N. K. VEZEL. ON THE CONFERENCE «PROBLEMS IN PROTECTION OF NATURAL RELICS AS PARTS OF THE HISTORICAL AHD CULTURAL MONUMENTS» (28—31 VIII 1979, PSKOV)

В эпоху научно-технической революции и продолжающегося наступления человека на природу становятся актуальными новые аспекты взаимоотношений общества и природы. Уже достаточно широко признано, что ценность природы составляют не только земля, ее недра, воды, леса, чистый воздух, без которых не может существовать человек, но и природные достопримечательности, имеющие историческое, научное, эстетическое значение. Многие из них находятся в органичном единстве с памятниками истории и культуры будучи их составной частью или их природным окружением. Таковы дворцово-парковые комплексы Москвы и Ленинграда и их пригородов, Пушкинский музей-заповедник в Псковской обл., Ясная Поляна в Тульской обл. и др. Некоторые из них сами являются памятниками истории и культуры вследствие связи с историческими событиями или с именами выдающихся людей, таким примером может быть Куликово Поле.

К сожалению, далеко не все объекты природы, связанные с памятниками материальной и духовной культуры нашей страны, учтены; не все учтенные объекты содержатся в должном порядке; не все, взятые на государственную охрану, нужным образом охраняются в соответствии с требованиями действующих законодательств. Ведомства по охране природы считают природные угодья, входящие в состав памятников истории и культуры или связанные с ними, подопечными охранным учреждениям. Более того, некоторые природоведы, в том числе и некоторые ботаники, не считают возможным рассматривать их как памятники природы. Организации же, отвечающие за их охрану, не осуществляют, как правило, действенного контроля за состоянием природы да и не могут без соответствующих специалистов (дендрологов, ботаников, экологов) поддерживать ее на должном уровне. Отсюда — необходимость большой совместной работы архитекторов, историков, ботаников, географов и других специалистов, заинтересованных в комплексной охране природно-культурных памятников. Это и вызвало необходимость созыва первого совещания двух обществ — Всероссийского общества охраны природы (ВООП) и Всероссийского общества охраны памятников истории и культуры (ВООПИК). Не случайно местом совещания был избран древний русский город Псков, изобилующий памятниками истории и архитектуры, где ведется большая работа по изучению и охране старинных парков.

Совещание проходило с 28 по 31 VIII 1979. На нем было сделано около 30 докладов и несколько пристендовых сообщений.

От президиумов центральных советов обоих обществ были представлены два вводных доклада. **К. Г. Пысин** (ВООП, Москва) считает, что совещание положило начало работе по сохранению природы в составе памятников истории и культуры в СССР. Связанные между собой памятники природы и памятники истории и культуры нельзя ни рассматривать, ни охранять изолированно. Они образуют единый природно-историко-культурный комплекс. Эту мысль развил дальше **А. В. Серегин** (ВООПИК, Москва). Он подчеркнул, что требуется тотальная инвентаризация памятников природы и архитектуры, особенно в районах интенсивного хозяйственного воздействия. Многие из них поставлены под угрозу вследствие отмирания мелких насе-

ленных пунктов, большого сельского строительства, развития транспорта и т. п. Сейчас разрабатываются 10-летние планы реставрации памятников истории и культуры, и нужно точно определить те меры, которые необходимо принять для сбережения связанной с ними природы. До сих пор учитывались и охранялись одиночные объекты, теперь пришла пора думать о региональных формах охраны, о комплексах памятников. Отсюда становится актуальной идея создания природно-культурных заповедников и парков.

Эта мысль была развита в некоторых докладах архитекторов (А. Г. Шабельников, С. А. Шаров, Л. В. Войцеховская, В. И. Перлин, Л. Ф. Пузанкова и др.).

А. Г. Шабельников (Научно-исследовательский и проектный институт генплана, Москва) подробно остановился на принципах выделения и особенностях охраны комплексных культурно-природных объектов. В этих объектах все их природные, исторические и культурные составляющие одинаково ценны, и часто трудно бывает решить, парк ли входит в состав усадьбы, здание ли стоит в парке. Поэтому утрата или искажение какой-либо из этих составляющих влечет за собой утрату единства всего комплекса, что равносильно его уничтожению.

Размерность этих объектов различна: это скверы, сады, парки в черте города; загородные усадьбы и дворцово-парковые комплексы; малые исторические города со своим природным окружением; комплексы историко-культурных регионов, характеризующихся исторической системой расселения, традиционным землепользованием, историческими транспортными связями, памятниками истории и культуры, составляющими единое целое с типичными и редкими естественными и антропогенными ландшафтами.

Намечается противоречие между режимом использования и режимом охраны этих комплексных объектов: режим использования определяется притягательностью для людей зданий, сооружений, росписей и других культурных и исторических ценностей, а режим охраны — требованиями охраны природы и этих же материальных ценностей. Все это говорит о необходимости большой совместной работы различных специалистов, которая должна начинаться с момента выделения памятника.

Докладчик предложил различать три типа режимов охраны для наиболее четкой дифференциации типов охранительных мероприятий. Помимо широко известных заповедного и заказного режимов, он предлагает еще регенерационный режим, используя термин ученых прибалтийских республик. Этот режим применяется для урбанизированных территорий и предполагает некоторое их переустройство, когда для сохранения природы, объектов культуры и истории требуются частичная переориентация в их использовании и приспособление для выполнения новых функций. Такой режим допускает регулируемое хозяйственное использование, в том числе и для рекреации, до определенного предела нагрузки.

Эти идеи были блестяще продемонстрированы **С. А. Шаровым** (Центральный научно-исследовательский институт градостроительства, Москва) на проекте создания историко-культурного и природного национального парка «Каргополье» в Архангельской обл., **Л. В. Войцеховской, В. И. Перлиным** и **Л. Ф. Пузанковой** (Союзкурортпроект ВЦСПС, Москва) — на проекте историко-природного музея-заповедника на архипелаге Валаам и еще в нескольких докладах.

С. С. Гейченко (директор Пушкинского музея-заповедника, Псковская обл.) отметил очень большую нагрузку на музей-заповедник. Только за 8 месяцев 1979 г. здесь побывало 780 тыс. человек! Территория его для «отдыха природы» два месяца в году — в ноябре и в апреле — закрыта для посещения. Гейченко в докладе и особенно во время экскурсии в музей-заповедник показал, что поддержание природы как составной части памятников истории и культуры должно проходить на научной основе и очень осмотрительно.

Из природоведов с обстоятельным теоретическим докладом об охране природы в составе памятников истории и культуры выступил **Ю. К. Ефремов** (Музей землеведения МГУ). Он предложил, помимо деления памятников природы на комплексные и отраслевые (ботанические, зоологические, геологические и т. п.), различать также в зависимости от их историко-культурного значения археологические, этнографические, историко-архитектурные, историко-технические, историко-мемориальные, военно-исторические, историко-революционные и др. Он также считает необходимым установить три режима охраны, называя третий из них поддерживающим. В качестве организационных форм охраны он предлагает применять следующие: историко-культурный

памятник природы вне памятников истории и культуры, памятник природы в составе памятников истории и культуры, историко-архитектурные и мемориальные заповедники, природно-исторические национальные парки.

Л. П. Рысин, С. А. Ильинская, А. А. Матвеева (Лаборатория лесоведения АН СССР, Москва) рассказали о принципах охраны лесного покрова вокруг памятников истории и культуры на примере проектируемого заказника «Верхняя Москва-река». Они считают наиболее рациональными формами охраны комплексных природно-архитектурных объектов ландшафтно-культурные заказники и природные парки. В заказнике «Верхняя Москва-река» площадью 20 тыс. га есть слабонарушенные леса, они останутся природными эталонами.

В. А. Исаченков (Псковский государственный педагогический институт) изложил проект создания Пушкинского национального парка вокруг существующего музея-заповедника. Необходимость его организации определяется тем, что последний уже является объектом не только музейно-экспозиционным, но в значительной степени и рекреационным. Своеобразие территории, которую предполагается включить в состав Пушкинского национального парка (было бы правильнее относить его к категории природных парков), заключается в том, что здесь встречаются весьма разнообразные и вместе с тем типичные для Северо-Запада страны природные комплексы.

Значительная часть докладов была посвящена проблемам охраны старинных парков. В большинстве своем они представлены памятниками садово-паркового искусства и мемориальными парками. Часть их является самостоятельными объектами охраны, другая входит в состав памятников истории и культуры. О проблемах сохранения, восстановления и дальнейшего использования старинных парков в разных областях РСФСР сообщили в своих докладах Н. К. Вецель (Псковская обл.), Г. Г. Кученева (Калининградская обл.), Л. П. Васильева (Смоленская обл.), Б. А. Удальцов (Ленинградская обл.), Л. П. Строгова (Владимирская обл.), М. Д. Орлова (Москва), а также представители двух соседних союзных республик — А. Ю. Науекайтис (Литва), И. Э. Ямле (Латвия).

Г. Г. Кученева (Калининградский государственный университет) подчеркнула, что парки — это маленькие модели оптимизации культурного ландшафта. Являясь композиционными центрами окружающей территории, они выполняют функции зон тихого отдыха. Вместе с тем они — центры интродукции. В Калининградской обл. даже в небольших парках около 60% — интродуценты. Подбор растений в таких парках редко случаен. Докладчик обратила внимание на то, что пора перенять опыт г. Львова, где в каждом парке есть смотритель. В Ленинградской обл. (без г. Ленинграда и его ближайших пригородов) к нашему времени сохранилось около 280 усадеб, представляющих ценность как памятники истории и природы. В 94 из них восстановлены здания и парки, они используются как базы отдыха, санатории и т. д. **Н. К. Вецель** (Псковский государственный педагогический институт) рассказала об историко-мемориальных ботанических памятниках на территории Псковской обл. Из 50 охраняемых в области старинных парков 17 имеют историко-мемориальное значение как бывшие поместья; некоторые из них посещал А. С. Пушкин. Есть памятные места, связанные с именами декабристов, выдающихся деятелей культуры, таких как М. П. Мусоргский, Н. А. Римский-Корсаков, Д. И. Фонвизин.

Проблемам реставрации и восстановления мемориальных парков был посвящен доклад **В. А. Агальцовой** (Леспроект, Москва). В этих работах важным моментом является установление «периода мемориальности» — того времени, на которое ориентируются при реставрации.

О выявлении памятников природы, связанных с памятниками истории и культуры в Архангельской обл., рассказал **Б. В. Ермолин** (Архангельский педагогический институт).

Группа докладчиков из Псковского государственного педагогического института — **Н. К. Вецель, В. А. Исаченков, В. К. Лесненко, Д. Н. Судницына** — подробно познакомили участников совещания во время заседаний и экскурсии со Староизборским архитектурно-природным заказником. Крепость в Старом Изборске — один из выдающихся памятников древнерусской фортификации и архитектуры — так органически вписывается в ландшафт, что воспринимается как единый архитектурно-природный комплекс. На ограниченной территории Изборской котловины и ее склонах можно наблюдать почти все формы рельефа, связанные с деятельностью ледника на равнине. Здесь много редких видов растений, в том числе орхидных. Из 162 видов растений, ох-

раняемых в Псковской обл., более половины произрастает на территории этого заказника.

Были совершены, помимо посещения Пушкинского музея-заповедника, еще две экскурсии: на острова Талабского архипелага в Псковском озере для знакомства со старинным и своеобразным рыбацким поселком им. Я. Я. Залита и осмотра островной расы ели европейской; в Изборск, где находятся старинная русская крепость и другие историко-архитектурные памятники, живописная, очень ценная в ботаническом отношении Изборская котловина. Очень важно, что во время всех трех экскурсий давались подробные, разносторонние и квалифицированные сведения о природе, истории и архитектуре соответствующих мест.

Совещание имеет большое значение в налаживании комплексной охраны природно-историко-культурных объектов. Оно позволило встретиться архитекторам и природоведам, до того имевшим весьма ограниченные контакты. В деловой обстановке были обсуждены наиболее важные вопросы, по некоторым из них выработаны общие точки зрения. Оно показало значительно бóльшую работу в решении теоретических и методических вопросов, проведенную архитекторами, чем природоведами. Это совещание, без сомнения, усилит внимание всех организаций, связанных с охраной природы, к комплексной охране единых памятников истории, культуры и природы. Совещание наметило ряд мероприятий, содействующих выполнению этой работы в организационном и методическом плане, по линии совершенствования законодательства и пропаганды.

А. С. Карпенко, Н. К. Вецель.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Псковский государственный
педагогический институт.

Получено 14 I 1980.

УДК 581.4(063)

ВТОРАЯ ШКОЛА ПО ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (6—11 IX 1979)

Т. М. ЛОДКИНА, О. Н. ЧИСТЯКОВА. THE SECOND SCHOOL OF THEORETICAL MORPHOLOGY (6—11 IX 1979)

Первый опыт проведения школы по теоретической морфологии растений (Ульяновск, 1977) показал несомненную пользу этого мероприятия, о чем можно судить по многочисленным откликам ботаников, из которых ясно, что потребность в обсуждении теоретических вопросов морфологии очень велика. Поэтому организация цикла занятий Второй школы была встречена очень хорошо. Выяснилась также целесообразность ограничения тематики каждой Школы одной-двумя проблемами.

Вторая Школа, так же как и Первая, проводилась по решению Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», ее главным организатором на этот раз был Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Местом ее проведения был дом отдыха «Взморье» в пос. Солнечное под Ленинградом, а основной темой лекций и докладов — соотношение структуры и функции на клеточном, органном, организменном и популяционном уровнях.

Кратким вступительным словом открыл Школу председатель секции морфологии Научного совета **М. С. Яковлев** (БИН). Затем **Р. Е. Левина** (Ульяновский государственный педагогический институт) проанализировала задачи и содержание морфологии растений как науки, ее разные аспекты, ее связи со смежными науками. При этом подвергался обсуждению ряд важных вопросов и проблем морфологии. Прослеживание связей морфологии с физиологией и экологией затронуло вопрос о соотношении структуры и функции (при этом выявилось, что понимание функции не у всех одинаково). В ходе дальнейшего обсуждения было отмечено, что от физиологической функции следует отличать экологическую, например функцию диссеминации, защиты, привлечения насекомых и т. д. Были очерчены задачи «динамической» морфологии, обсуждалось

значение канализованности морфогенеза, перспективы популяционной морфологии. Докладчик выдвинул понятие номографической морфологии (общей и частной) — раздела морфологии, задачи которого заключаются в выявлении и описании (моделировании) общих закономерностей морфогенеза. Были показаны связи номографической морфологии с дескриптивной и эволюционной. Подчеркивалось, что сравнительная морфология еще не есть эволюционная морфология (в зоологии она возникла даже раньше периода расцвета эволюционных идей). Отмечено, что эволюционная морфология имеет иные задачи, чем филогенетическая систематика, и, что особенно важно, морфология не должна выводиться из филогении, она служит основой для последней: кодекс примитивности следует разрабатывать на основе данных морфологии, степень эволюционной подвинутости признака не должна определяться по местоположению таксона в филогенетической системе (что, к сожалению, мы часто находим в опубликованных статьях). В докладе и последующем обсуждении дискутировался вопрос о невозможности создания единого кодекса примитивности и подвинутости для всех покрытосеменных. Существование ограниченностей в возможностях морфогенеза обнаруживает несостоятельность трактовки многих структур как рекапитуляций. По затронутым докладчиком вопросам была интересная дискуссия.

М. С. Лодкина (БИН) в докладе «Методы и некоторые принципы в морфологии растений» охарактеризовала возможности разных методов исследования, используемых в морфологии. Было показано на ряде примеров, что даже испытанные классические методы — внешняя морфология, нодальная анатомия, онтогенез — оказываются иногда недостаточно надежными. Во избежание ошибок в трактовке морфологической сущности тех или иных структур необходимы сочетание разных методов, использование их в сравнительном плане и проверка выводов с точки зрения биологической и функциональной целесообразности структур. Был рассмотрен принципиальный вопрос морфологии — взаимоотношение структуры и функции. При этом обращено внимание на то, что наряду с большой, как правило, согласованностью структуры с выполняемой ею функцией бывают случаи их несоответствия, поддерживаемые естественным отбором — как бы «узаконенные». Это было показано на примере водной лобелии *Lobelia dortmanna* L. Энтомофильный облик имеют ее цветки, но и цветущие под водой и раскрывающиеся над поверхностью воды не используют энтомофильные черты для перекрестного опыления. Своеобразный структурный механизм обеспечивает строгую клейстогамию: склеивающиеся краями пыльники образуют не проницаемую для воды трубку, пыльца прорастает внутри этой трубки, рыльце не выдвигается за ее пределы. Такие явления становятся понятными и оправданными при рассмотрении их не в рамках особи и ее онтогенеза и даже не на уровне популяции, но в масштабе вида.

Ю. Е. Филиппова (Новосибирский государственный педагогический институт) в своем сообщении познакомила слушателей с коллекцией подобранных ею любопытных примеров внешнего сходства органов и целых особей цветковых растений или грибов с теми или иными животными, другими растениями или даже неживыми предметами, например неорганическим субстратом. Эти случаи рассматриваются докладчиком как мимикрия, возникшая как приспособление в процессе эволюции. Отмечено, что это особенно часто наблюдается в семействах, богатых видами. Эти сходства в ряде случаев действительно могут способствовать привлечению переносчиков пыльцы и плодов, защите посредством отпугивания, маскировке и т. д. Однако в развернувшейся после доклада дискуссии подчеркивалось, что не следует переоценивать эти факты. Во многих случаях эти сходства могут быть случайными, а придаваемое им биологическое значение надуманным.

Н. В. Воронкина (Калужский государственный педагогический институт) в кратком сообщении показала относительное анатомическое разнообразие структуры чехлика в разных таксонах высших растений и соответствие его строения выполняемой функции в разных экологических условиях.

На вечернем заседании первого дня работы Школы выдвинутая проблема рассматривалась на ультраструктурном уровне. В лекции М. Ф. Даниловой (БИН) «Ультраструктура как показатель функциональной специализации тканей» был сделан краткий исторический обзор, в котором было показано, что попытки структурно-функциональной характеристики тканей нашли свое отражение в некоторых их классификациях, в частности в классификации Габерландта. Электронная микроскопия привела к дальнейшему развитию функциональной цитологии и гистологии растений. В докладе на ряде примеров было доходчиво и наглядно показано, как по набору органелл,

их структурным различиям и количественным показателям (методом морфометрии) можно характеризовать специализацию тканей и их состояние (например, возрастное), или их рост (например, растяжением или апикальным ростом клеток), направленность физиологических процессов.

Н. В. Белицер (Институт ботаники АН УССР) изложила современное состояние вопроса об автолитических процессах в растительной клетке. Было продемонстрировано большое сходство явления автолиза на субклеточном уровне у растений и животных, а также показана специфика осуществления этого важнейшего процесса в растительных клетках.

Весь второй день был посвящен главным образом вопросу об изменении соотношений структуры и функции в зависимости от экологических условий. «Ультраструктура и внешняя среда на примере адаптации растений к условиям Крайнего Севера» — такова тема доклада **Е. А. Мирославова** (БИН), из которого явствовало, что в процессе приспосабливания растений к тем или иным условиям обитания происходят существенные ультраструктурные изменения. В условиях Крайнего Севера в клетках хлоренхимы листа у хлоропластов появляются глубокие инвагинации и выросты, расположение пластид становится более компактным, значительно увеличивается число митохондрий, появляются более развитый эндоплазматический ретикулум, большое число липидных капель и кристаллов белка. Изменяется и соотношение органелл в клетке. У северных растений в расчете на один хлоропласт число митохондрий увеличивается в 1.5—2.5 раза. Сходные в общих чертах изменения не стирают, однако, видовой специфики ультраструктуры клеток и тканей. Повышенная концентрация митохондрий в цитоплазме особей, произрастающих на Крайнем Севере, вероятно, позволяет поддерживать им дыхание на достаточно высоком уровне при пониженных температурах. Увеличение численности органелл в клетке представляет собой один из путей адаптации растений к условиям Крайнего Севера.

Л. Р. Петрова (БИН) рассказала о взаимоотношениях структуры и функции на примере строения лодикул злаков. Показала наличие вариаций в степени развития лодикул у злаков (от хорошо развитых у бамбуков до сильно редуцированных у кукурузы), а также большое разнообразие морфологических признаков и анатомического строения. Строение, характер распределения по поверхности и число эпидермальных выростов и специализированных клеток, наличие устьиц и клеточных включений (крахмала, дубильных веществ и т. д.) указывают на то, что структурному разнообразию соответствует многообразие выполняемых лодикулами функций на протяжении онтогенеза. К числу их функций относятся регулирование водного режима, создание влажной камеры в период развития цветка, защита цветка от механических повреждений, содействие раскрыванию цветковых чешуй, запасание питательных веществ для развивающейся зерновки. Лодикулы являются наглядным примером тесного взаимоотношения структуры и функции.

В. К. Василевская (Ленинградский государственный университет) рассказала о значении анатомического метода при экологических исследованиях. На примере пустынных эфемеров и эфемероидов (структурно мезофитных) было показано, что приспособление к аридным условиям может осуществляться не на основе структуры, а благодаря особому ритму онтогенеза. Было продемонстрировано, что ряд анатомических структур (соотношение числа слоев столбчатой и губчатой тканей листа, наличие водозапасающей ткани и аэренхимы и др.) и тип онтогенеза в целом коррелятивно связаны с рядом физиологических процессов и в свою очередь с экологическими условиями. В то же время поскольку структуры обладают известной консервативностью, по ним можно судить о флорогенетическом прошлом растений. Были рассмотрены примеры анатомического строения представителей флоры пустынь Средней Азии и Средиземноморья, на которых было выявлено сходство, подтверждающее средиземноморское происхождение пустынных растений Средней Азии. Благодаря анатомическим исследованиям растений тундры было поколеблено представление об их ксерофитности. Обсуждалась специфика анатомических черт строения растений тропического леса.

В том же плане строился доклад **Г. М. Борисовской** (Ленинградский государственный университет), посвященный корреляции в строении побега у некоторых древесных растений на примере конского каштана и сирени. Рассмотрением почек разного типа, у которых главные гистологические процессы происходят в период скрытого роста или во внепочечный период, была выявлена высокая адаптация этой структуры к условиям

существования. Однако черты строения почек могли формироваться в других условиях, для которых они могли быть нейтральными.

А. А. Бутник (Институт ботаники АН УзССР) показала меру и характер варьирования анатомических признаков листа маревых при достаточной стабильности общего типа его строения. Выявлены направления адаптации к аридным условиям пустынь и высокогорных районов.

Серия сообщений была посвящена строению побегов и их систем, формам роста и корневым системам в эволюционном и функциональном аспектах. В лекции **Т. И. Серебряковой** (Московский государственный педагогический институт, МГПИ) «Специализация и метаморфозы побегов цветковых растений» кратко и очень отчетливо была изложена история вопроса о метаморфозах у растений. Согласно представлению В. Гете, метаморфоз определялся как онтогенетический процесс. Такое понимание метаморфоза подменяется в дальнейшем представлениями о нем как об эволюционном явлении, в результате чего идеи Гете были искажены. В соответствии с современным состоянием вопроса в основе специализации и связанного с ней метаморфоза лежит многофункциональность каждого органа, происходит усиление одной или немногих функций за счет ослабления других. Это было иллюстрировано примерами разных вариантов специализации и метаморфоза побегов у цветковых растений при возникновении (в ходе эволюции) соцветий, чему сопутствовало ослабление функции фотосинтеза, исчезновение функции нарастания и появление функции привлечения насекомых-опылителей, а также примерами некоторых преобразований вегетативных побегов. В ходе дискуссии выступавшие подчеркивали эволюционный характер этих изменений, обсуждали соотношение метаморфозов и терат в генетическом аспекте.

Доклад **О. В. Смирновой** (МГПИ) «Жизненные формы, типы поведения видов и функциональная структура растительного сообщества» отличался от других рассмотрением функции за пределами индивидуального организма. Докладчик привлекает понятия этологии как особой области экологии растений. Она применяет понятие «поведение» растений на организменном и популяционном уровнях. Группы растений, отличающиеся своим поведением, соответствуют, по мнению докладчика, фитоценотическим группам Раменского. Исследование типов поведения расширяет границы морфологии до фитоценотического уровня.

Л. Е. Гатцук (МГПИ) в докладе «Травы сезонного климата» остановилась на различных определениях понятия «трава», существующих в литературе, и показала необходимость его уточнения. Определение трав как растений, у которых нет многолетних надземных (или надводных) органов, а почки возобновления располагаются на границе субстрата и атмосферы (или воды) или глубже этой границы, верно только для условий сезонного климата. Доклад вызвал оживленную дискуссию, главным образом по вопросу об особенностях травянистых растений тропического пояса.

Доклад **Е. С. Смирновой** (Москва, Главный ботанический сад АН СССР — ГБС) «Форма роста, структура побеговых систем и морфологические типы цветковых растений» отмечен широтой охвата материала. Были выбраны три наиболее константных признака побеговой системы, характеризующих архитектонику растений (направление роста — плагиотропность, анизотропность и т. д., тип ветвления и характеристика междоузлий по их длине). На основе сочетаний этих признаков построена таблица, дающая 112 различных теоретически возможных сочетаний, отвечающих различным формам роста растений. Исследовались тропические растения коллекций ГБС и растения дикой флоры Подмосковья (всего около трех тысяч видов). По выбранным показателям эти растения помещались в соответствующую ячейку таблицы. В результате оказались заполнены 63 клетки, соответствующие 63 морфологическим типам. Остальные 49 составляют прогнозируемые сочетания, которые нацеливают на поиск новых, еще не описанных форм. Таблица имеет также научно-прикладное значение для таксономии.

Вопросу о подземных органах травянистых многолетников, их структуре и изменчивости был посвящен доклад **Г. И. Таршис** (Свердловский государственный педагогический институт). Докладчик пропагандирует использование в широком толковании термина «ризология» при разработке систем подземных органов растений в их динамике и функциональных взаимоотношениях. Отмечается сложность выявления внутривидовой изменчивости. Предлагается различать разные формы изменчивости: 1) топогенную — изменчивость признаков анатомического строения (коры, трахеальных элементов, числа лучей и т. д.); величина коэффициента вариации этих признаков очень ве-

лика (например, у чемерицы — до 20%); 2) эндогенную — гетероризия, т. е. наличие корней разного происхождения; 3) хронографическую — изменчивость по возрастным группам особей (наиболее вариабельны корни ювенильных и сенильных особей). Предложена классификация подземных органов, включающая четыре типа, каждый из которых проявляется на различных уровнях (органном, организменном, популяционном и видовом). Некоторые положения докладчика критически обсуждались.

А. П. Меликян (Московский государственный университет) в докладе «Структура и функция в организации соцветий» перечислил ряд функций, выполнение которых стало возможным с возникновением соцветия: создание «шоу-аппарата», способствующего перекрестному опылению, удлинение периода цветения, «забота о потомстве» благодаря усилению запасающей функции, возможность гетерокарпии и связанных с нею различий в распространении и сроках прорастания семян, экономия пластических веществ и т. д. Были показаны главные направления эволюции соцветий (от немногответкового цимозного соцветия к одиночному цветку или к антодию), приводящие к усилению той или иной функции и сопряженные с эволюцией способов опыления (от лабильного типа к анемофилии или к энтомофилии).

В. Ф. Войтенко (Ульяновский государственный педагогический институт) в докладе «Структура и функция в организации плода» уточнил понятия «структура», «форма», «функция» и «организация». Докладчик раскрыл их на конкретном карпологическом материале. Структуры плодов рассматриваются только с точки зрения их экологических функций. На примере изучения защитных тканей сочных плодов, типов вскрывания коробочек и других плодов докладчик показал биологическую неоправданность разнообразия структур, выполняющих одну и ту же функцию. Вместе с тем была показана высокая аэродинамическая эффективность ряда аэрохорных приспособлений. В заключение было подчеркнуто, что при адаптивности общей организации плода отдельные его структуры могут быть неадаптивными. Докладчик обратил особое внимание на первичный полиморфизм, ограниченность путей морфогенеза и относительную его автономность; это обусловливает конвергентность (параллелизм) структур, что является общей тенденцией в филоморфогенезе плодов.

Вопросы, поднятые в докладах, были обобщены в заключительном выступлении **А. А. Яценко-Хмелевского** (Ленинград, Лесотехническая академия). Отметив, что прослушанные на Школе доклады были безусловно интересны и полезны, он указал на некоторые недостатки многих работ по теоретической морфологии растений. Основным из этих недостатков, с точки зрения докладчика, является известный отрыв морфологических исследований от достижений современной биологии. За последние четверть века были сформулированы новые принципы организации и развития живого. Достижения молекулярной биологии, и в первую очередь генетики, делают некорректными некоторые гипотезы и концепции. «Следы» этих гипотез и концепций, к сожалению, часто заметны в современных морфологических построениях. Преодоление этого, по выражению докладчика, «морфологического провинциализма», является актуальной задачей современной морфологии. При этом он подчеркнул, что речь идет отнюдь не о смене рабочих методов морфологии, которые сохранят свою эффективность еще долгое время, а о некотором идейном перевооружении исследователей.

Последний день работы Школы был посвящен вопросам преподавания морфологии в вузах. Некоторые участники Школы уже имели опыт использования в своей преподавательской практике нового учебника для педагогических вузов (под редакцией Н. С. Воронина) и поделились по этому поводу своими впечатлениями со слушателями Школы.

Участники единодушно выразили удовлетворение работой Школы и ее программой. По сравнению с Первой Вторая Школа заметно «помолодела» — более половины участников составляла молодежь. Всего в работе Школы приняли участие 120 представителей 46 учреждений (в их числе 20 академических, 9 университетов и 11 педагогических институтов). Завершилась работа Школы ботанической экскурсией, которую очень интересно провела Г. Ю. Конечная. Кроме того, было организовано несколько экскурсий по Ленинграду и литературным местам Карельского перешейка.

М. М. Лодкина, О. Н. Чистякова

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Московский государственный университет.

Получено 12 IV 1980.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208)

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО (УБО, ФИЛИАЛ ВБО) в 1979 г.

V. S. TKACHENKO. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (UBS — THE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY) IN 1979

Украинское ботаническое общество в год своего 60-летия провело значительную научную и организационную работу. Основная деятельность его была направлена на выполнение решений VI съезда ВБО и VI съезда УБО. Содействуя развертыванию углубленного изучения растительного мира республики, разработке научных основ ведущих отраслей ботанической науки и всемерно укрепляя ее связи с производством, УБО в 1979 г. осуществило ряд организационных мероприятий, проводило большую научно-исследовательскую и научно-популяризационную деятельность. По инициативе и при активном участии городских и областных отделений УБО состоялось более 30 совещаний, конференций и семинаров.

Отделения и группы УБО работали в непосредственной связи с другими общественными организациями, прежде всего с обществами «Знание», «Охрана природы».

Большая часть членов УБО — преподаватели вузов, что предоставляет им неограниченные возможности в организации ботанических экскурсий, руководстве ботаническими (юннатскими) кружками, приобщении к биологической науке студенческой молодежи и школьников, повышении квалификации учителей биологии, организации рациональной и эффективной заготовки лекарственного сырья, проведении в широком масштабе лекционно-пропагандистской работы.

Однако основным видом деятельности УБО остается научная работа. В Киевском отделении УБО (502 члена) в 1979 г. работало 7 секций.

Секция флоры и растительности (председатель Ю. Р. Шеляг-Сосонко, секретарь М. Ф. Бойко) на 10 заседаниях заслушала 22 доклада и сообщения, среди которых ведущее место занимали доклады, посвященные региональным исследованиям флоры и растительности республики (Т. Л. Андриенко, Е. И. Прядко, В. М. Любченко, Я. П. Дидух и др.). Во многих докладах освещались вопросы эволюции и филогении растений, антропогенеза, флористических связей между отдельными регионами, ботанической номенклатуры, методики исследований и т. п. Члены секции предпринимали ботанические экскурсии в окрестности Киева.

Секция микологии и фитопатологии (председатель И. А. Дудка, секретарь С. П. Вассер) на 10 заседаниях заслушала 20 докладов. Большинство докладов было посвящено решению практических вопросов народного хозяйства: борьбе с болезнями растений (Е. И. Тищенко, Т. Г. Зражевская, В. К. Пантелеева и др.) и животных (Э. З. Коваль, З. А. Курбацкая), грибными поражениями памятников культуры (керамики, картин — Т. М. Новикова) и пр. Во многих докладах излагались итоги исследования биологических особенностей грибов (морфологии — Л. В. Колесник, фенологии — М. Ф. Смицкая, физиологии — М. Я. Зерова, особенностям размножения — И. А. Дудка) и флористического состава их в пределах УССР (А. С. Бухало, В. М. Соломахина, С. П. Вассер). Члены секции организовали и успешно провели городскую выставку грибов, что способствовало пропаганде микологических знаний.

Секция физиологии растений (председатель Л. И. Мусатенко, секретарь А. Н. Нестерова) на 5 заседаниях заслушала 5 докладов, большинство которых касалось вопросов механизма действия биологически активных веществ на ор-

ганы и ткани растений (О. Б. Бойчук, А. Д. Павленко, В. А. Берестецкий). Л. И. Мусатенко информировала членов секции о физиологических исследованиях в ЧССР.

Секция цитологии, эмбриологии и анатомии растений (председатель В. П. Банникова, секретарь О. В. Овсянникова) провела 9 заседаний, на которых было заслушано 12 докладов и сообщений. В ряде докладов освещались вопросы гаметогенеза и процесса оплодотворения у растений (В. П. Банникова, Н. В. Белицер, О. А. Хведынич, Е. К. Остапенко и др.). Были также изложены результаты цитоэмбриологических исследований формирования зародыша, культивирования зародышевых мешков in vitro, субклеточных механизмов при прорастании семян и пр.

Секция дендрологии и акклиматизации растений (председатель А. Л. Лыпа, секретарь В. К. Горб) на 6 заседаниях заслушала 6 докладов. Обсуждались вопросы интродукции древесных, кустарниковых пород и лиан для формирования насаждений в городах УССР (Н. А. Кохно, В. Б. Логгинов, М. И. Орлов и др.).

Секция альгологии (председатель Н. В. Кондратьева, секретарь О. А. Кузько) на 8 заседаниях заслушала 15 докладов. Тематика докладов касалась вопросов номенклатуры (Н. В. Кондратьева), видового состава отдельных таксонов, их географического распространения, новинок альгофлоры УССР (Н. С. Водопьян, З. И. Асаул, Н. А. Мошкова и др.), структурных особенностей альгогруппировок (Л. Е. Костикова, О. А. Кузько и др.).

Секция экологии и охраны растительности (председатель В. К. Мякушко, секретарь Б. В. Танцюра) на 3 заседаниях заслушала 6 докладов, где анализировались схемы экологической классификации растений (Б. В. Танцюра), рассматривались частные вопросы лесной биогеоценологии (В. К. Мякушко, Н. В. Коцур, П. Г. Плюта и др.) и общие аспекты охраны природных ландшафтов (Н. В. Коцур).

Кроме этого, в Киевском отделении УБО состоялось два общих собрания (одно совместно с Ученым советом Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР), где было заслушано 3 доклада, посвященных состоянию ботанической науки в СССР и за рубежом. Всего на общих собраниях и заседаниях секций было сделано 86 научных докладов и сообщений.

Большая научно-исследовательская и организационная работа проводилась также в областных и городских группах УБО.

Харьковское отделение (председатель Ю. Н. Прокудин, 155 членов) на 9 заседаниях заслушало 20 докладов весьма разнообразной тематики (флористика, геоботаника, лесоведение, дендрология, антэкология, фитофизиология и др.). Во многих докладах обсуждались возможности прикладного использования результатов ботанических исследований. Осуществлен ряд мероприятий по организации охраны двух участков степной растительности, созданию дендропарка, музея, коллекции живых растений.

В Донецком отделении (председатель Е. Н. Кондратюк, 128 членов) на 9 заседаниях заслушано 17 докладов и сообщений. Наибольшее число докладов посвящено вопросам охраны растительного покрова Донбасса, редких и исчезающих видов растений. Много внимания уделялось также разработке научных основ создания коллекций Донецкого ботанического сада АН УССР, отдельным вопросам озеленения городов, рекультивации нарушенных земель и т. п. Силами членов Донецкого отделения УБО и по их инициативе проведено 10 городских и областных совещаний и семинаров, основной тематикой которых были охрана окружающей среды и озеленение городов Донбасса и т. п. Члены Донецкого отделения УБО развернули массовую работу по распространению передовых идей современной ботанической науки среди шахтеров, рабочих и колхозников.

В Львовском отделении (председатель К. А. Малиновский, 110 членов) состоялось 6 заседаний, на которых заслушано 7 докладов, в основном посвященных итогам биогеоценологических исследований (К. А. Малиновский, Ю. Н. Чорнобай, Д. Б. Барсук и др.). Отдельные доклады освещали результаты работ по флористике, фитоценологии, а также биологии цветковых растений.

В Днепропетровском отделении (председатель А. Л. Бельгард, 97 членов) на 8 заседаниях заслушано 12 докладов. Тематика докладов свидетельствует о продолжении целеустремленной работы большинства членов отделения в области экологии, биогеоценологии и степного лесоведения. Многие доклады были посвящены вопросам рекультивации нарушенных земель (А. П. Травлеев), ординации растительного по-

крова (Н. А. Сидельник) и частным вопросам полезащитного лесоведения (Л. С. Савельева, Н. А. Воронков и др.).

В Симферопольском отделении (председатель Т. Д. Водопьянова, 70 членов) на 4 заседаниях заслушано 3 доклада и ряд информационных сообщений. Освещались итоги изучения аллелопатической активности лесной подстилки (А. Я. Попова) и ценотических особенностей вечнозеленых растений Крыма (Т. Д. Водопьянова). Члены отделения передали школам, местным музеям и турбазам Крыма свыше 3500 гербарных образцов растений.

В Одесском отделении (председатель И. И. Погребняк, 73 члена) на 7 заседаниях были заслушаны ряд информационных сообщений об экспедициях и важнейших совещаниях, а также сообщение о физиологических особенностях некоторых культурных растений.

В Каменец-Подольском отделении (председатель С. И. Ковальчук, 67 членов) состоялось 4 заседания, на двух из них заслушаны сообщения о предварительных итогах интродукции редких видов местной флоры.

Ивано-Франковское отделение (председатель П. А. Трибун, 66 членов) провело 6 заседаний, на которых было заслушано 8 сообщений. Обсуждались вопросы современного состояния лесного хозяйства в Украинских Карпатах и некоторые стороны охраны редких растений, ресурсоведения (П. А. Трибун, В. И. Парпан, Т. Г. Шпыльчак, Р. М. Яцик, В. П. Ткачик, Я. Д. Гладун и др.).

Лубенское отделение (председатель Д. А. Пакалн, 56 членов) на 6 заседаниях заслушало 14 докладов и сообщений. Большинство докладов было посвящено итогам разработок в области культивирования лекарственных растений (ресурсы, интродукция, селекция, защита от болезней и пр.), хемосистематике и фитоценологии.

Черновицкое отделение (председатель С. С. Костышин, 51 член) на 4 заседаниях заслушало 7 докладов, посвященных физиологическим и биохимическим свойствам гетерозисных гибридов культурных растений (С. С. Костышин, Н. В. Величко, В. Л. Данищук и др.), а также охране редких растений советской Буковины (Т. И. Солодкова, В. И. Стефаник, З. С. Заец и др.).

В Полтавском отделении (председатель В. Н. Самородов, 46 членов) на 6 заседаниях состоялись 10 докладов, в которых были доложены предварительные итоги работ в области эмбриологии растений, действия регуляторов роста и стимуляторов плодоношения на культурные растения, биологии кормовых, декоративных, сорных растений, карпологии, флористики, охраны природы и пр. Отделение выступило с инициативой по проведению ряда важных мероприятий в пределах Полтавы и Полтавской обл. (проведение студенческой конференции, выставок цветов, строительство дендропарка в одном из сел Полтавщины, успешное ходатайство об организации индивидуальной охраны 56 видов местной флоры и т. п.).

Бывшая Ялтинская группа УБО решением Президиума Совета УБО была переведена в ранг отделения (председатель С. К. Кожевникова, 46 членов). В 1979 г. здесь состоялось 9 заседаний, на которых были обсуждены организационные вопросы и заслушаны 7 докладов и сообщений. В тематике докладов основное место занимали вопросы ботанической географии, фитоценологии, интродукции растений и охраны природы Крыма. Члены Ялтинского отделения провели организационную работу по проведению пленума УБО (заседание Совета УБО в марте 1979 г. в Ялте) и ряда совещаний и конференций различного масштаба, а также 7 ботанических экскурсий для групп иностранных ученых; прочитано более 200 лекций для населения.

В Ужгородском отделении (председатель В. И. Комендар, 28 членов) на 6 заседаниях заслушано 11 докладов. В докладах основное внимание уделялось изучению флоры и растительности Украинских Карпат и Закарпатья, фитофизиологическим особенностям винограда, а также вопросам эмбриологии отдельных таксонов местной флоры.

Херсонское отделение (председатель В. А. Сурков, 23 члена) на двух заседаниях заслушало 4 доклада и сообщения, в которых излагались результаты исследований морфогенеза некоторых культурных растений (В. А. Сурков, Г. Ф. Михайлец, Н. Р. Павлова), экологии видов *Acer* L. (В. И. Тихомиров) и фитофизиологии (С. С. Венгер).

В Тростянецком отделении (председатель М. Г. Курдюк, 14 членов) проведено 3 заседания, заслушано 5 докладов и сообщений, обсуждены вопросы интродук-

ции древесных и кустарниковых пород, охраны природы на Черниговщине и итоги отдельных разработок по физиологии культурных растений.

Асканийская группа (уполномоченный В. Д. Федоровский, 26 членов) на трех заседаниях заслушала 3 доклада. Большинство докладов имело информационный характер. Л. А. Слепченко изложила результаты работы с коллекциями тюльпанов в дендропарке. Для населения и посетителей заповедного комплекса «Аскания-Нова» члены группы провели множество экскурсий и прочитали 95 лекций.

Запорожская группа (уполномоченная Л. Е. Беляева, 21 член) на 5 заседаниях заслушала 5 докладов, в которых важное место занимали вопросы хемосистематики и систематики отдельных родов флоры УССР и Кавказа. Члены группы, в большинстве своем медики, проводили большую научно-популяризационную (прочитано около 500 лекций) и организационную работу по заготовке лекарственного сырья.

Основные усилия Севастопольской группы (уполномоченная А. А. Калугина-Гутник, 19 членов) были сосредоточены на организации и проведении III Всесоюзного совещания по макрофитобентосу морей СССР (октябрь 1979 г., Севастополь).

Тернопольская группа (уполномоченный С. В. Зелинка, 17 членов) на 8 заседаниях рассмотрела ряд организационных вопросов и заслушала 10 научных докладов и сообщений. В большинстве докладов излагались итоги биоморфологических, эмбриологических, физиологических исследований, а также работ по ресурсоведению и охране природы (Т. К. Зеленчук, С. В. Зелинка, Н. Н. Барна и др.).

Уманская группа (уполномоченный С. М. Гедзь, 15 членов) на 6 заседаниях заслушала 11 докладов, в которых обсуждались результаты опытов по воздействию микроэлементов, удобрений и неблагоприятных факторов среды на овощные, фруктовые и технические культуры (С. М. Гедзь, С. П. Ромашак, Е. З. Сенчук и др.).

Карпатская группа (уполномоченный И. В. Вайнагий, 15 членов) на 2 заседаниях заслушала 4 доклада. Обсуждались вопросы методики исследований и охраны редких растений в Карпатском заповеднике.

Нежинская группа (уполномоченный И. И. Гордиенко, 12 членов) провела 3 заседания и заслушала 5 докладов, в которых были изложены предварительные итоги изучения корневых систем растений на отвалах горных пород (И. И. Гордиенко), некоторые вопросы фитоценологии (В. В. Курсон), фитогеографии (К. А. Семенихина), микологии (И. М. Солдатова), интродукции древесных пород (П. И. Нагорная) и пр.

В Мелитопольской группе (уполномоченный С. П. Черевко, 10 членов) на 6 заседаниях были заслушаны 8 докладов и сообщений, посвященных вопросам воздействия различных факторов на качественные показатели продуктивности и общее состояние плодовых насаждений (С. С. Сизов, П. А. Комарницкий, Е. А. Казаков), итогам некоторых флористических работ по микологии (Е. С. Овсянникова), альгологии (С. П. Черевко) и адвентивным растениям (А. В. Яценко).

В Криворожской группе (уполномоченный И. А. Добровольский, 9 членов) состоялось 7 заседаний с обсуждением 8 докладов. Большинство их было посвящено вопросам рекультивации отвалов Криворожского железорудного бассейна (И. А. Добровольский, В. З. Задорожный, В. З. Комиссар и др.).

Белоцерковская группа (уполномоченный М. П. Донец, 8 членов) на двух заседаниях заслушала 2 доклада, тематика которых касалась вопросов роста, развития и анатомических особенностей некоторых культурных растений (А. Д. Гудима, Л. И. Онищенко).

Черкасская группа (уполномоченный И. Г. Дерий, 7 членов) на 9 заседаниях рассмотрела предварительные итоги работ по радиобиологии (И. Г. Дерий), физиологии растений (И. Г. Дерий, А. А. Гичко), а также результаты анатомо-морфологических (З. С. Диденко, И. А. Шутенко) и ботанико-географических (А. Н. Моляко) исследований.

Хомутовская группа (уполномоченный Н. П. Шупранов, 6 членов) на 6 заседаниях заслушала 4 доклада, посвященных итогам фитоценологических и биогеоценологических исследований в Украинском государственном степном заповеднике АН УССР (А. П. Генов, Н. П. Шупранов, Л. Г. Шеремет и др.).

Сведения о работе Ворошиловградского и Житомирского отделений, а также Нижневоротской группы УБО ко времени составления настоящего информационного материала не получены.

В 1979 г. решением Президиума Совета УБО Каменец-Подольская и Ялтинская группы были переведены в ранг отделений. В УБО вступило 105 новых членов, выбыло 64. В настоящее время УБО насчитывает 1772 члена, большая часть которых (1270) входит в состав 17 областных отделений и 13 групп УБО в различных городах УССР. В составе УБО имеется также 10 членов-коллективов, число которых остается постоянным на протяжении последних пяти лет.

Текущей работой общества руководил Президиум Совета УБО, собиравшийся в 1979 г. 5 раз. Пленарное заседание Совета УБО состоялось 2 III 1979 в Ялте. Были заслушаны отчет о работе общества и отчет ревизионной комиссии УБО, а также принята резолюция, определяющая основные задачи УБО на 1979 г.

Издательская деятельность УБО заключалась в подготовке к печати очередного сборника «Актуальные проблемы современной ботаники» (Киев, Наукова думка, 1979, 8 п. л.), вышедшего в свет в конце 1979 г. и включающего аннотации докладов, заслушанных на заседаниях УБО в 1977—1978 гг. Вышло в свет справочное пособие «Украинское ботаническое общество» (отв. ред. К. М. Сытник, составители С. Н. Зиман, А. А. Милько, Киев, Наукова думка, 1979, 12 п. л. на укр. яз.), содержащее краткий исторический очерк, устав, состав руководящих органов УБО и общие сведения о 1667 членах общества. Продолжается техническая работа над сборником «Проблемы эволюционной морфологии и биохимии растений», включающего доклады семинара (Ялта, январь 1980 г.).

Деятельность УБО освещена в двух информационных сообщениях: «Украинское ботаническое общество (УБО — филиал ВБО) в 1978 г.» (Бот. ж., 1979, 10) и «VI съезд Всесоюзного ботанического общества» (Укр. бот. ж., 1979, 2).

УБО поддерживало контакты с зарубежными учеными. По приглашению УБО в июле 1979 г. на Украину приезжал президент Чехословацкого ботанического общества, директор Института ботаники Чехословацкой Академии наук в Пругоницах профессор Славомил Гейны. Председатель Тростянецкого отделения УБО М. Г. Курдюк нанес ответный визит в Швейцарию по приглашению ученого и общественного деятеля Э. А. Фальц-Фейна.

Члены УБО проводили большую работу по распространению среди населения ботанических и экологических знаний. Было прочитано около 6 тыс. лекций, опубликовано 320 научно-популярных статей и заметок в газетах, журналах, а также брошюр, плакатов, листовок; состоялось около 100 выступлений по радио и телевидению. В некоторых отделениях члены УБО постоянно ведут традиционные рубрики в радио- и телепрограммах, проводят занятия народного университета «Природа» (Киев, Донецк, Харьков, Ужгород, Запорожье и др.). Члены УБО руководят работой биологических секций юннатов «Красные маки» — в Одессе, «Искатель» — в Симферополе, «Дельфин» — в Севастополе, «Поиск» — в Донецке, «Природа» — в Запорожье и др.). Члены Лубенского отделения принимали участие в выставках достижений народного хозяйства СССР и УССР. Члены УБО постоянно дают консультации по различным вопросам экологии, озеленения городов, поселков, предприятий, рекультивации отвалов, охраны ботанических объектов, рационального использования естественных угодий, что особенно актуально для Донбасса, Криворожья, Запорожья, Южного берега Крыма и других районов. В ряде случаев члены УБО осуществляют практическую помощь в закладке дендропарков, создании музеев природы, организации охраны малоизмененных участков растительности.

В целом работа украинских ботаников — членов УБО — в четвертом году десятой пятилетки внесла заметный вклад в общее дело развития советской науки, укрепления ее связи с производством.

В. С. Ткаченко.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного,
Киев.

Получено 6 II 1980.

November, 1980

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

Page

V. D. Aleksandrova. Importance of the B. N. Gorodkov's investigations for development of tundrology as a branch of geobotany 1513

E. A. Miroslavov, L. S. Bubolo. The ultrastructure of the cells of leaf chlorenchyma in some arctic plants 1523

B. N. Norin. Phytocoenotical organization of some types of vegetational cover in the Extreme North 1531

N. V. Matveyeva. Two trips to the Big Begichev Island (a brief outline of the flora and vegetation) 1543

V. N. Andreev, V. I. Perfiljeva, S. F. Nakhabtzeva. Flora of the neighbourhood of the settlement of Saskylakh on the Anabar River (north-western Yakutia) 1560

Sh. I. Kogan. The algae and higher aquatic plants under conditions of anthropogeneous eutrophication of water reservoirs 1569

V. G. Gorshkov. The structure of the biospheric energy flows 1579

COMMUNICATIONS 1591

L. I. Salnikova. Comparative anatomy of the shoots of *Sorbus aucuparia*, *S. gorodkovii*, and *S. sibirica* (*Rosaceae*). (1591). — **E. P. Zhogoleva.** Nodal anatomy of *Onobrychis grandis* (*Fabaceae*). (1600). — **S. N. Sheremetiev, T. N. Mekeda, B. K. Gannibal.** Some ecological data on male and female plants of *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) in Badghys. (1604). — **Z. N. Saifullina, R. G. Minibayev.** The influence of the irrigation on the soil algae. (1613). — **E. I. Loseva.** Some new data on the frustule structure of two representatives of the genus *Cyclotella* from upper Pliocene deposits in Kama river basin. (1618). — **V. G. Kharitonov.** Diatoms in the Elghyghytghyn lake (Anadyr region). (1622). — **R. P. Manochina.** The phenology of the ornamental littoral aquatic plants in Dushanbe. (1629). — **V. I. Yarmyshko.** Some peculiarities of the seasonal root growth in woody plants. (1635). — **V. M. Kosykh, V. N. Golubev.** *Arum orientale* in the Crimea. (1640).

FLORISTIC FINDINGS 1643

B. M. Mirkin, V. S. Muchametshina, N. Manibasar. Floristic findings in the flood plains of the rivers in Mongolia. (1643).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1653

B. M. Mirkin. (*A review*). Problems in agrophytocoenology. 1979. (1653). — **B. M. Mirkin.** *Bykov B. A.* Geobotany. 1978. (1657). — **Yu. A. Zlobin.** (*A review*). The systematical methods of the classification of vegetation and the estimation of its relations with the invironment. 1975. — The aspects of optimisation of the quantitative studies of vegetation. 1976. — The statistical methods of the analysis of soil and vegetation and their relations. 1978 (1661).

CHRONICLE 1665

A. S. Karpenko, N. K. Vezel. On the conference «Problems in protection of natural relics as parts of the historical and cultural monuments» (28—31 VIII 1979, Pskov). (1665). — **M. M. Lodkina, O. N. Chistyakova.** The Second School of theoretical morphology (6—11 IX 1979). (1668).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1673

V. S. Tkachenko. The Ukrainian Botanical Society (UBS — the branch of the All-Union Botanical Society) in 1979. (1673).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. Д. Александрова. Значение работ Б. Н. Городкова для развития тундроведения 1513

Е. А. Мирославов, Л. С. Буболо. Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера 1523

Б. Н. Норин. Фитоценотическая организация некоторых типов растительного покрова Крайнего Севера 1531

Н. В. Матвеева. Две поездки на остров Большой Бегичев (краткий очерк флоры и растительности) 1543

В. Н. Андреев, В. И. Перфильева, С. Ф. Нахабцева. Флора окрестностей поселка Саскылах на реке Анабар (северо-западная Якутия) 1560

Ш. И. Коган. Водоросли и высшие водные растения в условиях антропогенного евтрофирования водоемов 1569

В. Г. Горшков. Структура биосферных потоков энергии 1579

СООБЩЕНИЯ 1591

Л. И. Сальникова. Сравнительная анатомия побегов *Sorbus aucuparia*, *S. gorodkovii* и *S. sibirica* (*Rosaceae*). (1591). — **Е. П. Жоголева.** Анатомия узла *Onobrychis grandis* (*Fabaceae*). (1601). — **С. Н. Шереметьев, Т. Н. Мекеда, Б. К. Ганнибал.** Некоторые эколого-физиологические особенности мужских и женских растений *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в условиях Бадхыза. (1604). — **З. Н. Сайфуллина, Р. Г. Минибаев.** Влияние орошения на почвенные водоросли. (1613). — **Э. И. Лосева.** Новые данные о структуре панциря двух представителей рода *Cyclotella* из верхнеплиоценовых отложений бассейна р. Камы. (1618). — **В. Г. Харитонов.** Диатомовые водоросли озера Эльгытытгын (Анадырский район). (1622). — **Р. П. Манохина.** Фенология декоративных прибрежно-водных растений в Душанбе. (1629). — **В. Т. Ярмишко.** Особенности сезонного роста корней древесных растений. (1635). — **В. М. Косых, В. Н. Голубев.** *Arum orientale* (*Araceae*) в Крыму. (1640).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1643

Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Н. Манибазар. Флористические находки в поймах рек МНР. (1643).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1653

Б. М. Миркин. Проблемы агробиогеоценологии. 1979. (1653). — **Б. М. Миркин.** *Б. А. Быков.* Геоботаника. 1978. (1657). — **Ю. А. Злобин.** Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. 1975. — Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. 1976. — Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. 1978. (1661).

ХРОНИКА 1665

А. С. Карпенко, Н. К. Вецель. Совещание «Проблемы охраны памятников природы в составе памятников истории и культуры» (28—31 VIII 1979, Псков). (1665). — **М. М. Лодкина, О. Н. Чистякова.** Вторая Школа по теоретической морфологии растений (6—11 IX 1979). (1668).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1673

В. С. Ткаченко. Украинское ботаническое общество (УБО, филиал ВБО) в 1979 г. (1673).

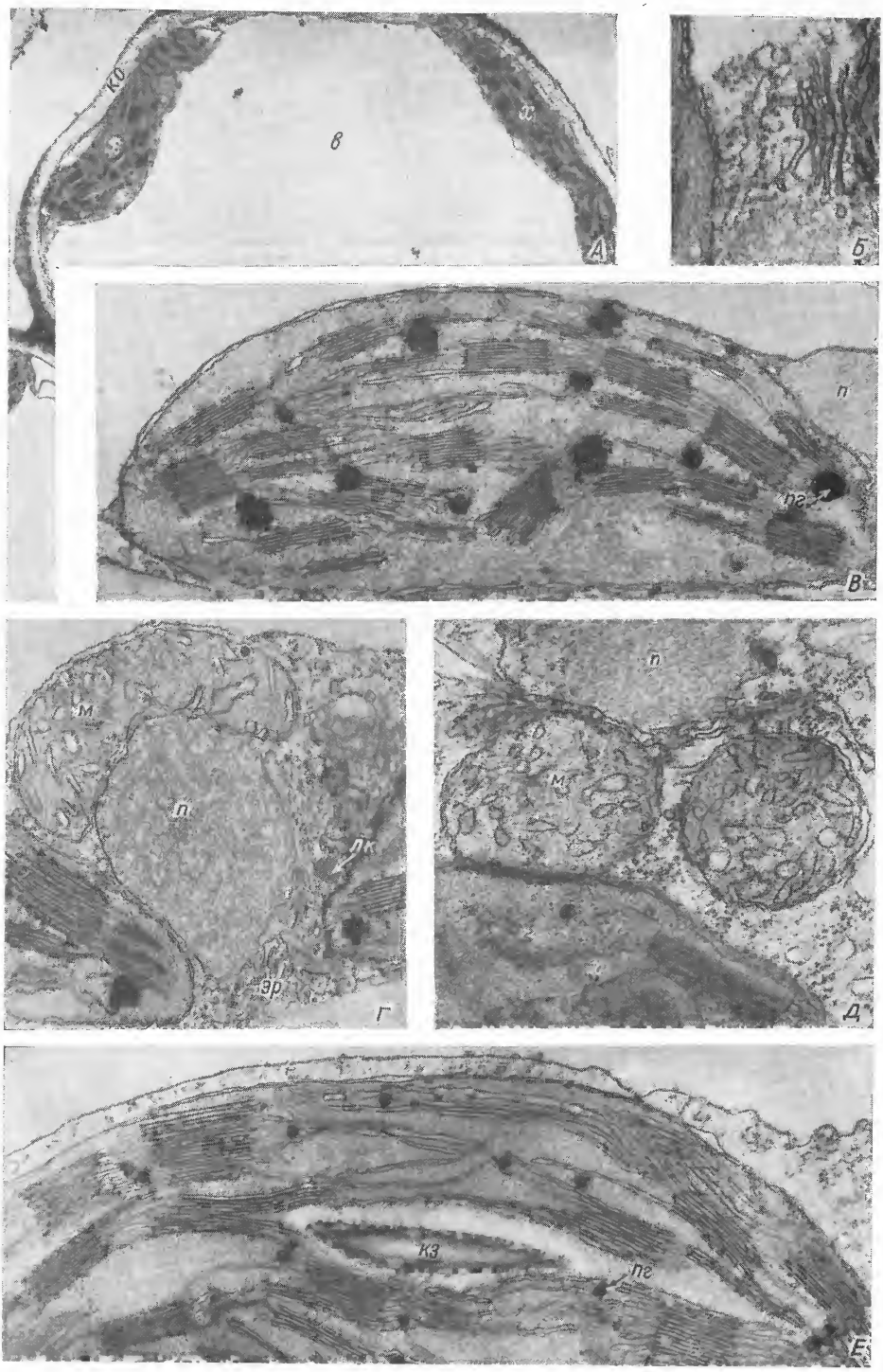


Рис. 1. Фрагменты клеток хлоренхимы листа *Poa pratensis* (*А*—*Г*), произрастающего в Ленинградской обл., и *P. annua* (*Д*, *Е*).

А — пристенный слой цитоплазмы и вакуоль, ×6600; *Б* — диктиосома, ×48 000; *В* — хлоропласт, ×28 600; *Г* — митохондрия, пероксисома и эндоплазматический ретикулум, ×35 000; *Д* — митохондрия, ×40 000; *Е* — хлоропласт, ×34 000.
в — вакуоль, *кз* — крахмальное зерно, *ко* — клеточная оболочка, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *п* — пероксисома, *пг* — пластоглобула, *х* — хлоропласт, *эр* — эндоплазматический ретикулум.

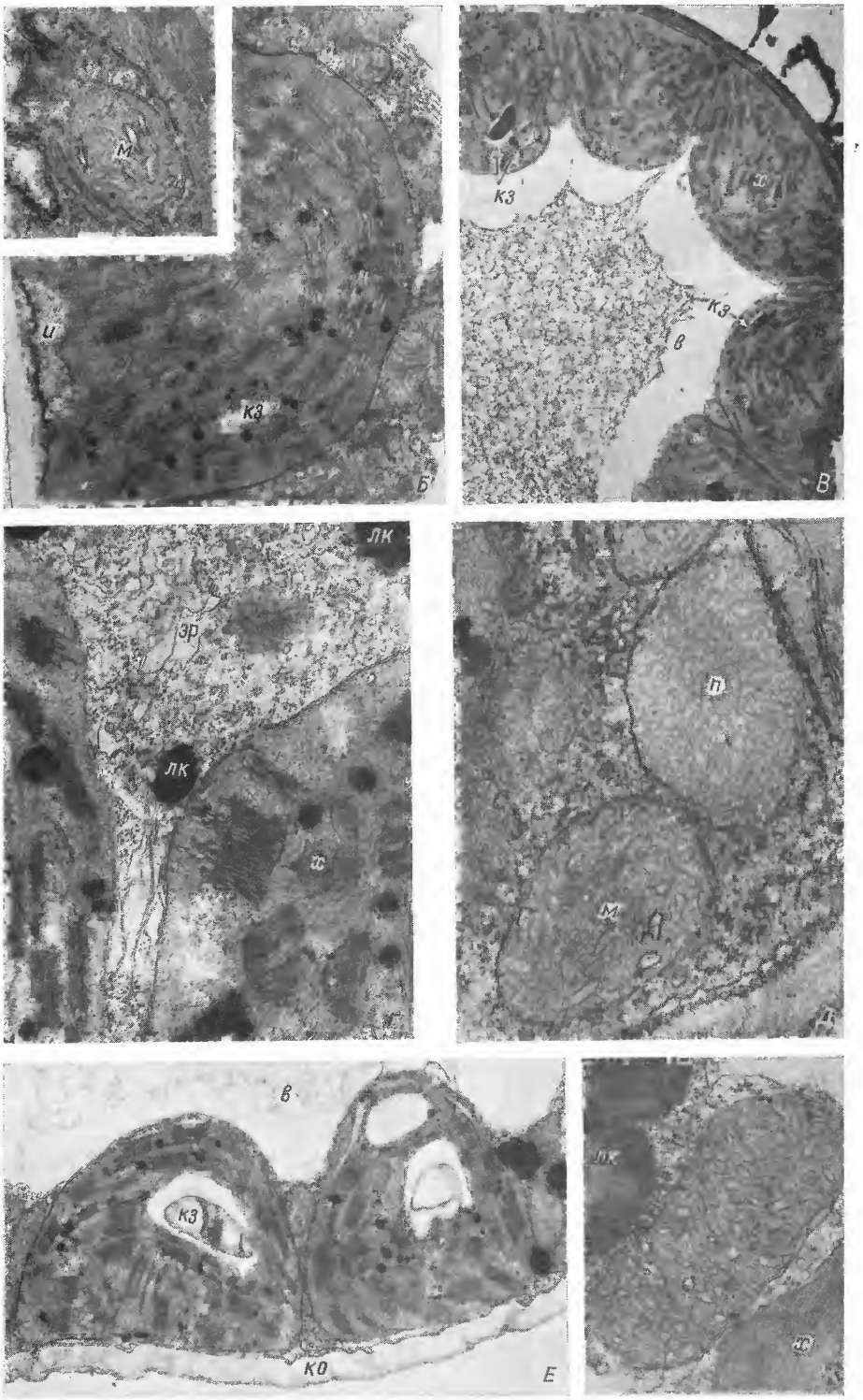


Рис. 2. Фрагменты клеток хлоренхимы листа *Poa pratensis* (*А*—*Д*), произрастающего на п-ове Таймыр, и *P. alpina* (*Е*, *Ж*).

А — инвагинация хлоропласта с митохондрией, ×31 500; *Б* — хлоропласт, ×21 000; *В* — пластиды, ×6600; *Г* — эндоплазматический ретикулум и липидные капли, ×21 000; *Д* — митохондрия и пероксисома, ×32 000; *Е* — хлоропласты, ×9800; *Ж* — митохондрия, ×35 000. *и* — инвагинация. Остальные обозначения, как на рис. 1.

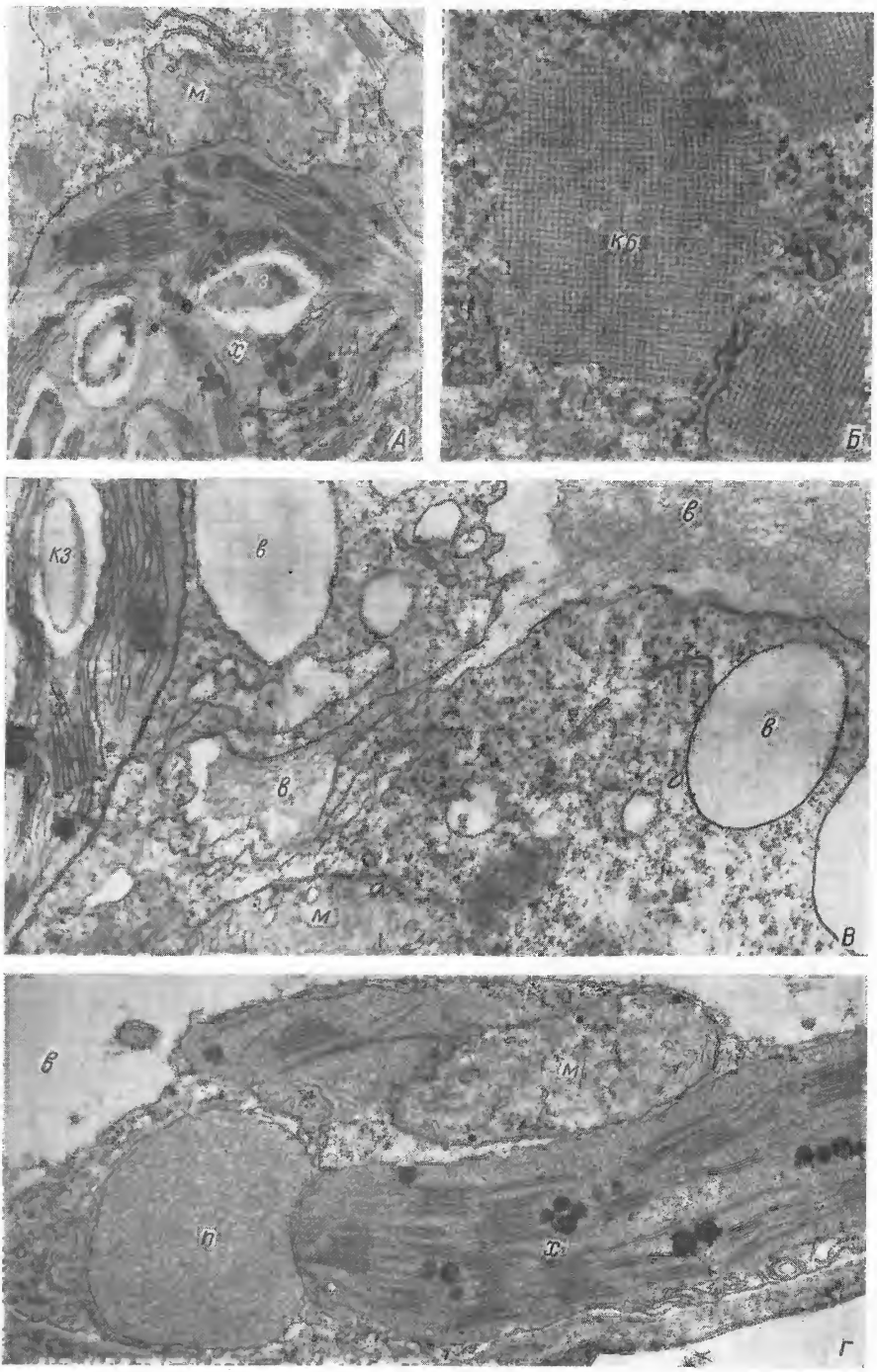


Рис. 3. Фрагменты клеток хлоренхимы листа *Poa arctica* (*А*, *Б*), *P. alpigena* (*В*) и *Astragalus cicer* (*Г*).

А — хлоропласт, митохондрии и диктиосома, ×20 800; *Б* — белковое включение, ×96 000; *В* — вакуоли, хлоропласт, митохондрия, ×29 000; *Г* — хлоропласт, митохондрия, пероксисома, ×26 000.
кб — кристалл белка. Остальные обозначения, как на рис. 1.

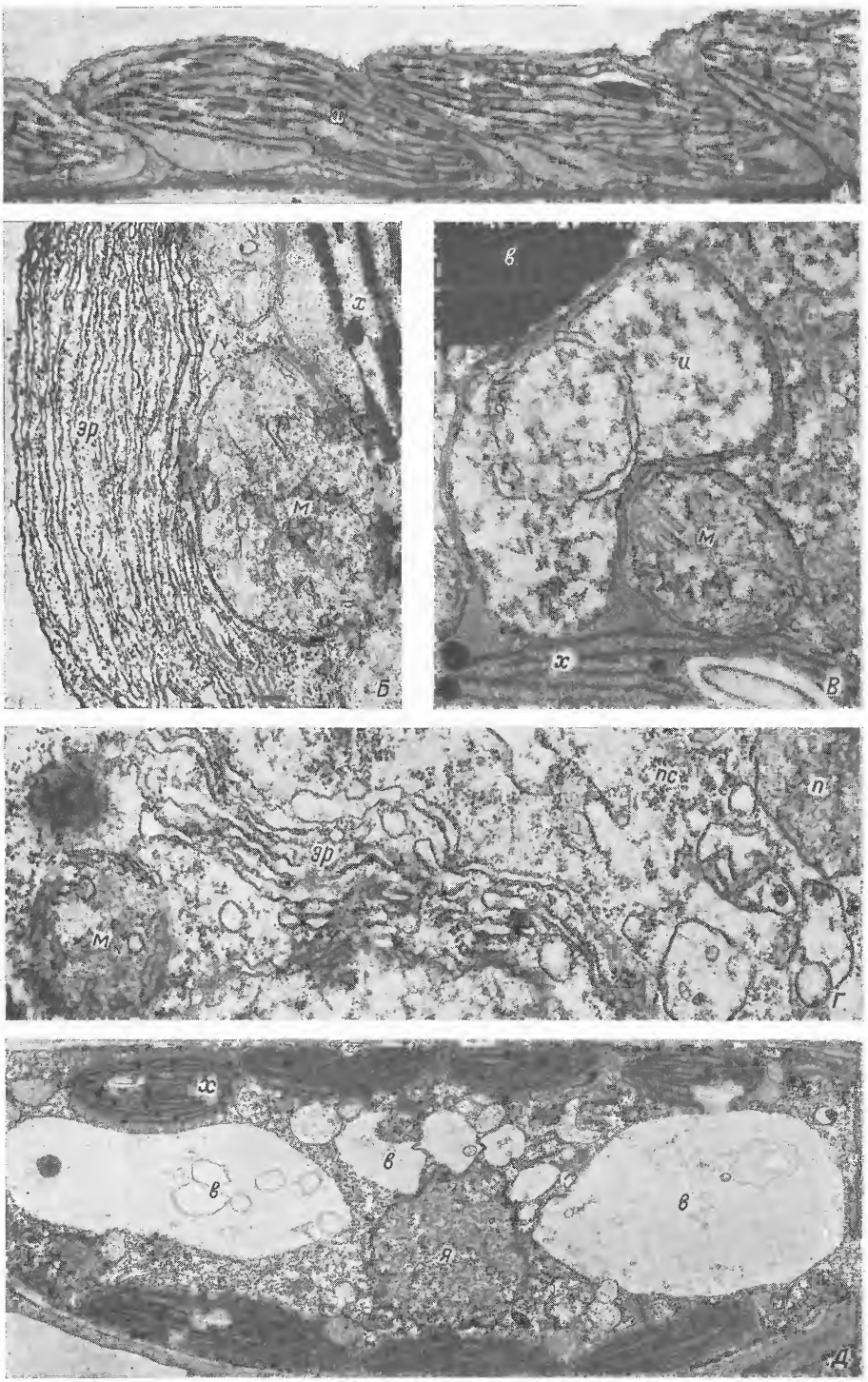


Рис. 4. Фрагменты клеток хлоренхимы листа *Astragalus richardsonii* (*А*, *Б*) и *Dryas punctata* (*В—Д*).

А — хлоропласты, ×9800; *Б* — эндоплазматический ретикулум и митохондрии, ×37 500; *В* — инвагинация хлоропласта и митохондрия, ×26 000; *Г* — эндоплазматический ретикулум, митохондрия и пероксисома, ×29 000; *Д* — клетка второго слоя палисадной ткани, ×8000. *пс* — полисома, *я* — ядро. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

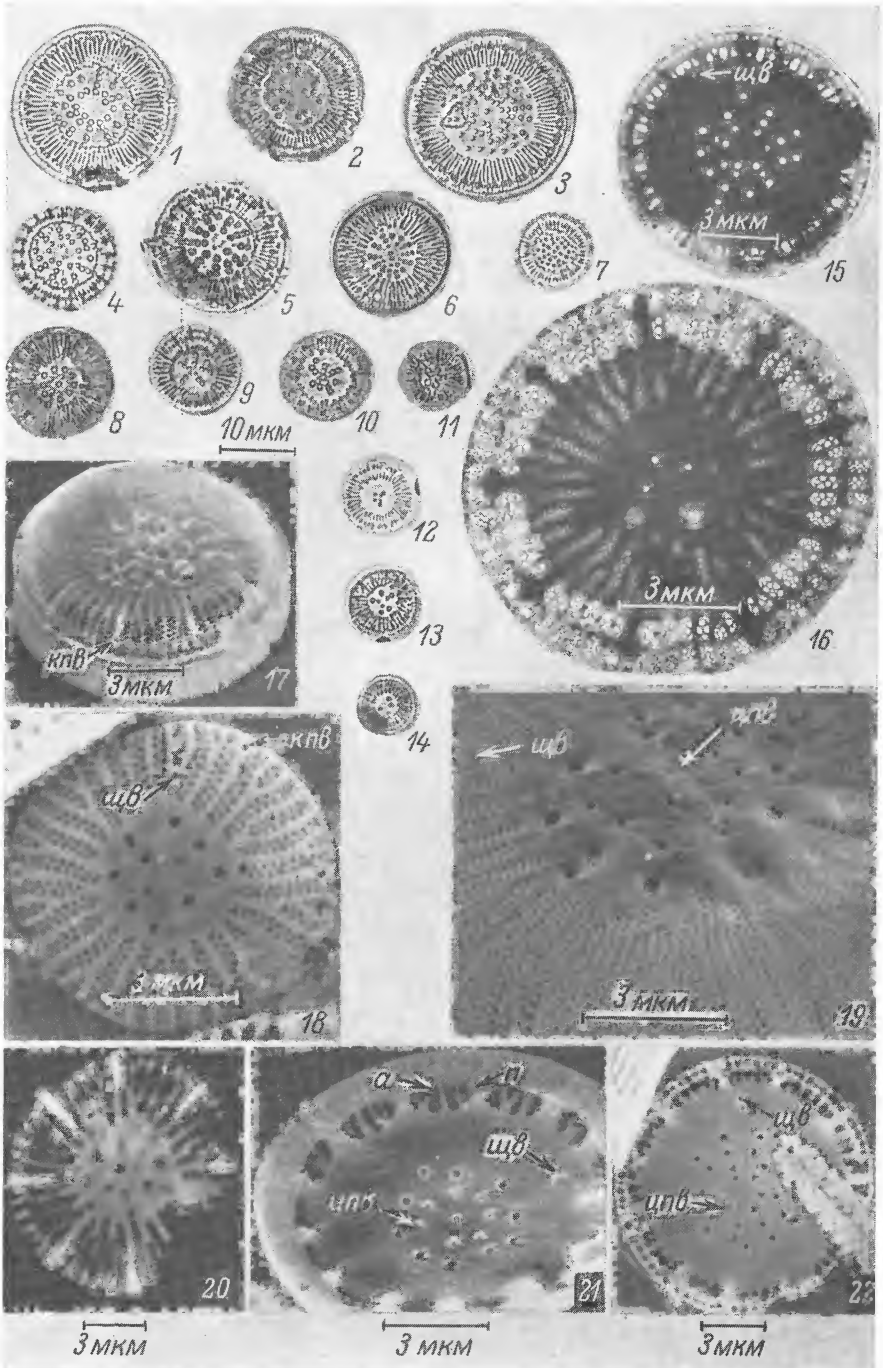


Рис. 1. *Cyclotella comta.*

1—14 — СМ; *15*, *16* — ТЭМ; *17—22* — СЭМ: *17—20* — наружная поверхность створки; *21*, *22* — внутренняя.

цпв — центральные подпертые выросты, *кпв* — краевые подпертые выросты, *щв* — щелевидный вырост, *а* — альвеолы, *п* — перегородки.

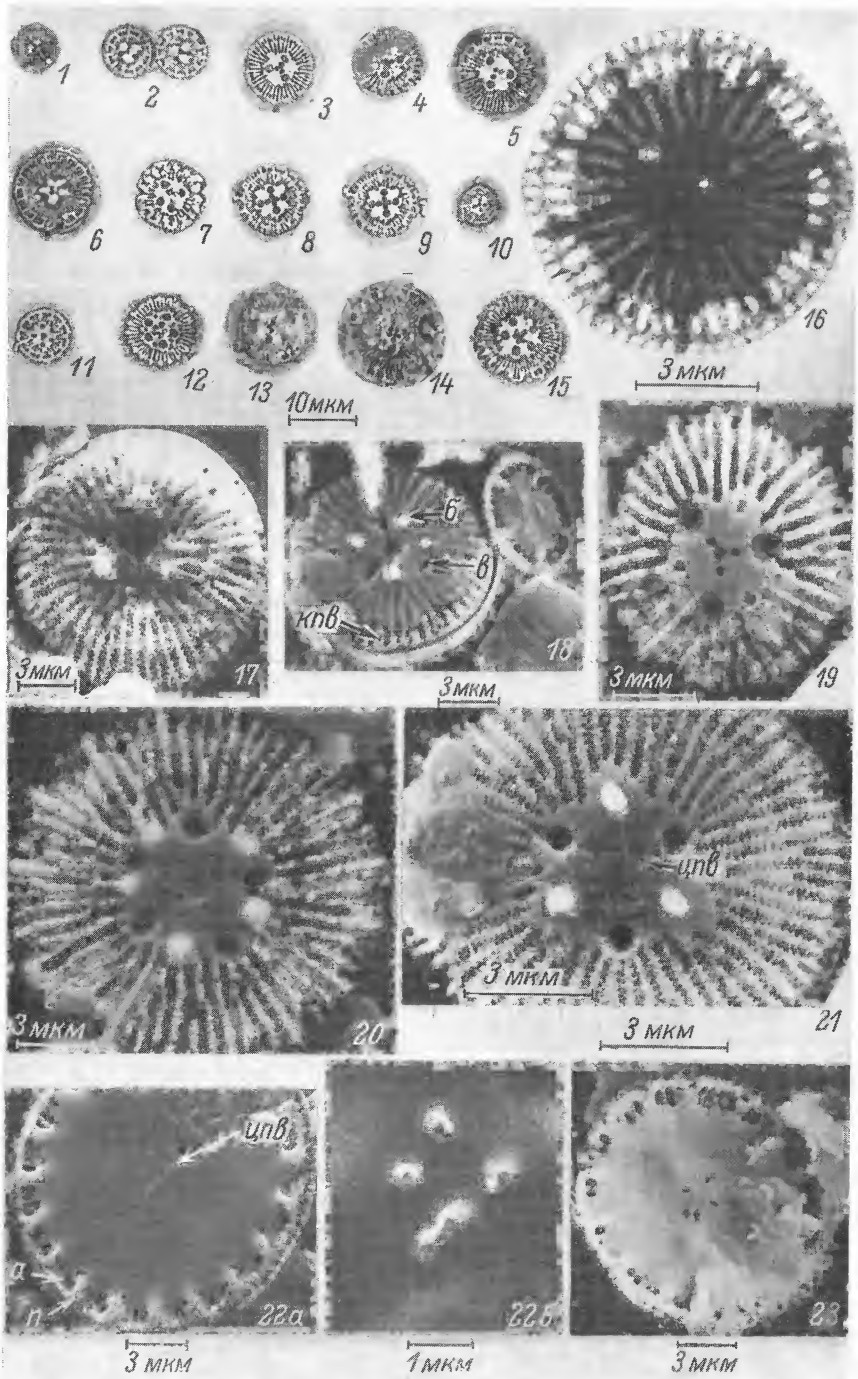


Рис. 2. *Cyclotella notata*.

1—15 — СМ; *16* — ТЭМ; *17—23* — СЭМ: *17—21* — наружная поверхность створки; *22а*, *22б*, *23* — внутренняя; *б* — бугорки, *в* — воронки; остальные обозначения, как на рис. 1.

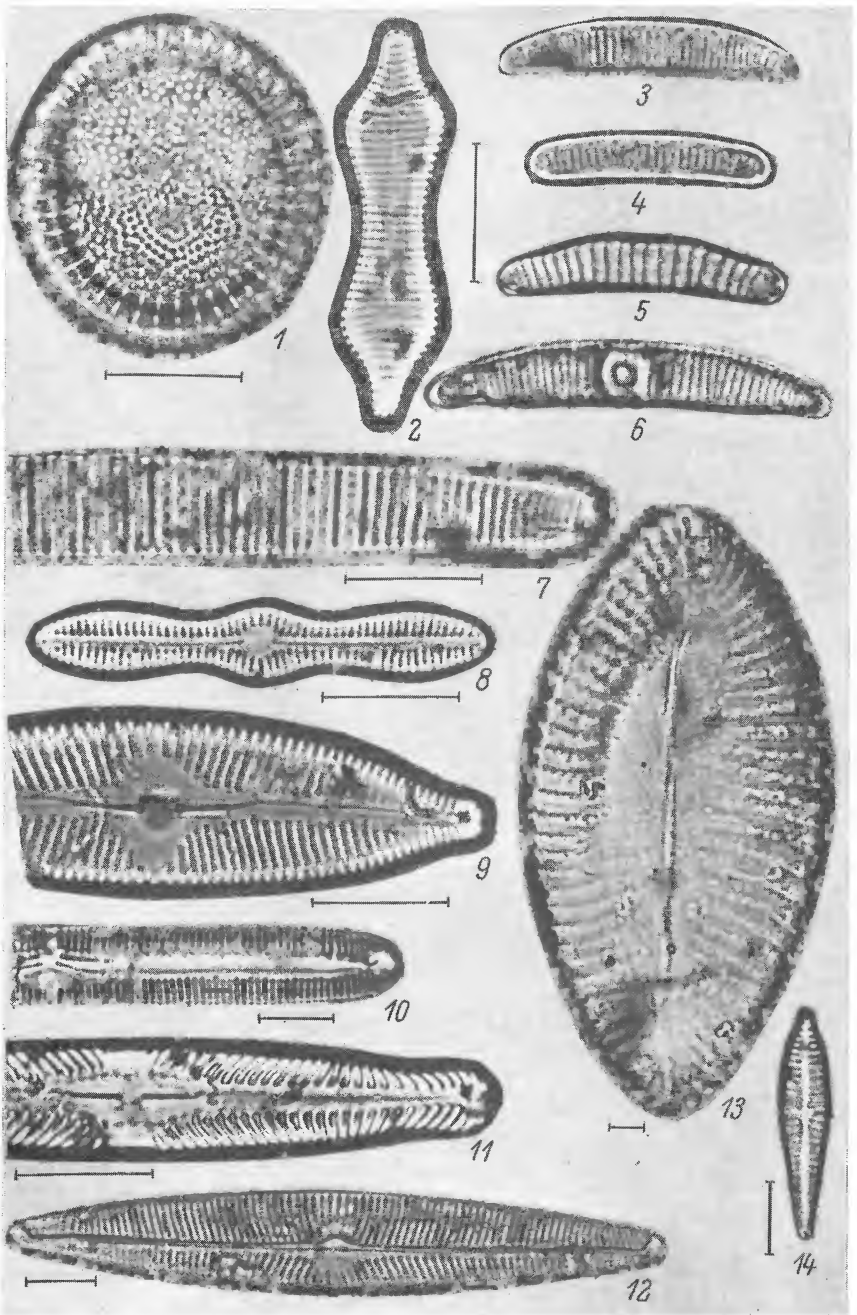


Рис. 1. Характерные виды диатомей оз. Эльгыгытгын.

1 — *Stephanodiscus dubius* var. *dubius*, *2* — *Fragilaria constricta* f. *constricta*, *3* — *Eunotia fabba*, *4* — *E. tenella*, *5*, *6* — *Eunotia* sp., *7* — *E. pseudopectinalis*, *8* — *Caloneis silicula* var. *alpina*, *9* — *Cymbella hybrida* var. *hybrida*, *10* — *Pinnularia isostauron*, *11* — *P. savanensis*, *12* — *Navicula radiosa* var. *radiosa*, *13* — *Surirella lacus baicali* var. *lacus baicali*, *14* — *Gomphonema angustatum* var. *productum*.

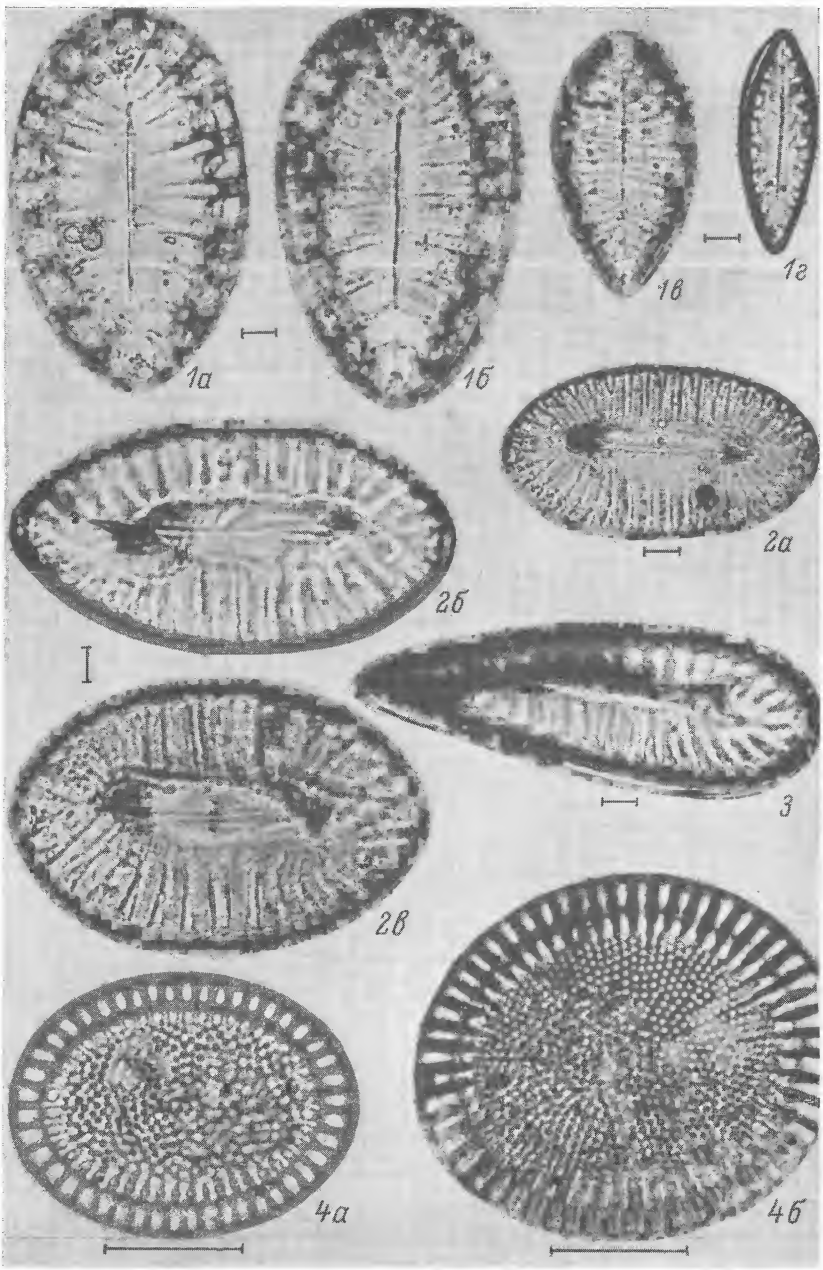


Рис. 2. Эндемичные виды диатомей оз. Эльгытгытгын.

1а—1г — *Surirella robusta* var. *ovalis*; *2а—2в* — *S. capronii* var. *anadyrensis*; *3* — *S. capronii* var.?; *capronii*; *4а*, *4б* — *Stephanodiscus dubius* var. *arcticus*.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1980, т. 65, 11, 1513—1680